

Die Rolle von Fels-Habitaten für Nischenkonstanz und als Refugien für Pflanzen – drei Fallstudien

Ulrich Deil¹

The role of rock habitats for niche conservatism and as refugia for plants– three case studies

Abstract: Numerous phylogenetic studies look for speciation without ecological radiation (PNC = phylogenetic niche conservatism). However, they ask only rarely for the role of the habitats for niche constancy. Starting from the hypothesis of DAVIS (1951) and SNOGERUP (1971) that the rock environment is 1) an evolutionary trap, conserving many old lineages (phylogenetic relicts) and that 2) it serves as a refugium under climate change, the rock vegetation is analysed for relict species and niche conservatism. Three case studies, based upon phytosociological data sets from subtropical Africa, the Mediterranean area and the Eastern Alps are analysed. Molecular phylogenetic trees from selected taxa indicate the time of the splitting of lineages and the duration of niche constancy.

The comparison of succulent communities on rocks in SW-Arabia (class *Kleinio-Carallumetea*) and on the Canary Islands (*Kleinio-Euphorbietea*) shows numerous vicarious taxa (synvicariism). The phylogenetic tree of *Campylanthus* allows assuming the origin of this vicariance pattern in a geographical separation of the ancestors in Mid Tertiary. The aridisation of Northern Africa about 6 Mya ago resulted in this high distance disjunction between Macaronesia and the Eritreo-Arabian region. The separated taxa underwent allopatric speciation, without ecological radiation. They remained in their niches.

The vegetation of halve-caves with soaking water (class *Adiantetea capilli-veneris*) in the Mediterranean area and adjacent subtropics shelters local endemics, forming a mosaic of vicarious species. They belong to the genus *Pinguicula* in the NW-Mediterranean, to *Hypericum* (section *Adenosepalum*) in the SW-Mediterranean, and to *Primula* subgenus *Sphondylia* on the Arabian Peninsula and its surroundings. These vicariance patterns date back to the Late Tertiary and the climatic conditions in the Quaternary. The constant water supply - quite independent from the macroclimatic conditions - and the stenothermic rock surface favour in-situ resilience and make the *Adiantetea* to outstanding refugia for phylogenetic and geographical relicts.

¹ Meinem Kollegen Herrn Dietmar Brandes in langjähriger Verbundenheit zum 70. Geburtstag gewidmet

The example of the *Caricetum firmae* demonstrates relict phenomena, dating back to the last ice age. The rock fissures and calciphilous, alpine rock turfs of the massifs fringing the Eastern Alps shelter endemic cushion plants from genera such as *Potentilla*, *Primula*, *Androsace*, and *Gentiana*. These taxa of low dispersal capacity are still located in their glacial refugia.

The actual species combination of rock communities mirrors historical events. The floristic and spatial patterns are influenced by former climatic conditions, by evolutionary processes and by dispersal limitations. Because of the high variety of micro-habitats, rocks offer refugia and shelter relicts. It is a habitat of outstanding niche conservatism, resulting in patterns of vicarious species and parallel evolution.

Keywords: Phylogenetic niche conservatism, evolution, allopatric speciation, vicariance, endemism, climate change, *Adiantetia*, *Euphorbia*, *Campylanthus*

1. Einleitung

Im Rahmen der Frage, wie Organismen auf den Klimawandel reagieren werden, haben zwei Phänomene viel Aufmerksamkeit im aktuellen Schrifttum gefunden: 1) Zum einen die Frage nach der Nischenkonstanz von Organismen in Raum und Zeit, 2) zum anderen die, welche Gebiete und Habitate als Refugien dienen können.

Nischenkonstanz: Der Begriff der Nischenkonstanz (im englischen Schrifttum meist “niche conservatism” genannt) wird verschieden gebraucht, je nachdem, welche Zeitschiene man betrachtet und ob man evolutive Prozesse ausschließt oder nicht. WASOF et al. (2015) z.B. untersuchten die realisierte Klima-Nische von terrestrischen Gefäßpflanzen, die in Mittel- und Nordeuropa vorkommen. Sie stellen eine hohe Konstanz insbesondere bei arktisch-alpinen Arten fest, obwohl die Populationen seit mehreren tausend Jahren getrennt sind. Man kann hier von einer geographisch-ökologischen Nischenkonstanz sprechen. Dieser Art von Nischenkonstanz, die der relativen Standortkonstanz i.S. von WALTER (1954) entspricht, soll hier nicht nachgegangen werden.

Es geht um Nischenkonstanz in vegetationshistorischen und evolutiven Zeiträumen, also um phylogenetische Nischenkonstanz (= PNC phylogenetic niche conservatism). Darauf machten z.B. bereits MEDWECKA-KORNAS (1961) und KORNAS (1972) aufmerksam, die zeigten, dass vikariierende Baumarten der temperaten Zone Mitteleuropas und Nordamerikas gleiche Nischen besetzen. Sie sprechen von korrespondierende Arten und Parallelevolution die dadurch entstand, dass die Ausgangstaxa eine Speziation ohne ökologische Divergenz durchliefen, also nischenkonstant blieben. CHYTRY & SPRIBILLE (2002) haben diese Parallele für die borealen Nadelwälder bestätigt. DONOGHUE & SMITH (2004) geben einen Überblick über den Zeitpunkt der Trennung und die Wanderrichtung der Taxa am Beispiel der nordhemisphärischen temperaten Wälder. BROOKS & MCLENNEN (1993) zeigen am Beispiel von Süßwasser-Fisch-Zönosen in Nordamerika eindrucksvoll, dass viele Verteilungsmuster von Taxa sich nur erklären lassen wenn man die prä-pleistozänen Flusssysteme kennt und „association by descent“ von einer Vorläufergesellschaft mit denselben Monophylen annimmt und nicht nur „association by colonisation“.

In jüngerer Zeit haben sich mit Nischenkonstanz zum Beispiel PETERSON et al. (1999) befasst. Sie stellten einen Vergleich der ökologischen Nischen von 21 Schwesternarten aus ganz verschiedenen Tiergruppen an, die beiderseits des Isthmus von Tehuantepec in Mexiko vorkommen.

Trotz Trennung der Artenpaare seit mehreren Millionen Jahren und unabhängiger Selektion sind die Nischen gleichgeblieben. Es erfolgte also eine allopatrische Speziation ohne ökologische Divergenz. In diesem Vikarianzmodell der Speziation spielt die Nischenseparation als Artbildungsfaktor offenbar keine große Rolle: Allopatrische Artbildung tendiert eher zu Nischenkonstanz. Die Selektion wirkt stabilisierend. Bei sympatrischer Artbildung hingegen ist die Nischendivergenz (ökologische Radiation) zur Konkurrenzvermeidung durch Besetzung verschiedener Nischen eher treibender Motor der Speziation. In einem Review von 76 Publikationen zur Nischenkonstanz kommt PETERSON (2011) zu dem Schluss, dass diese bei kürzeren Zeiträumen sehr oft besteht, bei sehr langen Zeiträumen (mehrere Mio Jahre) dann eher selten wird. Je einfacher (wenige abiotische Parameter) die Nische definiert ist, desto eher erscheint sie konservativ.

WEBB et al. (2002) betonen in Ihrem Review über Studien zur Phylogenie und Ökologie von Gesellschaften, wie sehr die inzwischen verfügbaren zahlreichen Phylogenien das Verständnis für die Geschichte und Evolution von Gesellschaften bereichert haben und dadurch historische Prozesse wieder stärker ins Bewusstsein von Ökologen kommen. Nischenkonstanz und Konservierung der ökologischen Merkmale über evolutive Zeiträume hinweg sind häufige Phänomene (WEBB et al. 2002, WIENS et al. 2010). Je mehr Stammbäume über die vergesellschafteten Arten vorliegen, desto eher kann man die Evolutionsgeschichte der Gesellschaft und die phylogenetische Basis der Gesellschaftsnische nachvollziehen.

Die Zahl der Publikation zum Stichwort „PNC“ ist in der letzten Dekade exponentiell angestiegen (siehe Abb. 1 in CRISP & COOK 2012). Erstaunlicherweise wird in diesen Arbeiten über die Konservierung von Merkmalskomplexen (Traits), über Nischenkonstanz und über die Phylogenie von Gesellschaften (z.B. WEBB et al. 2002, ACKERLY 2003, KRAFT et al. 2007, CAVENDER-BARES et al. 2009, WIENS et al. 2010, PETERSON 2011) nicht untersucht, ob es Lebensräume gibt, in denen die Konservierung der ökologischen Eigenschaften besonders ausgeprägt ist. In solchen Habitaten sollten viele der vergesellschafteten Arten eine Ko-Evolution durchlaufen haben und eine lange gemeinsame Geschichte besitzen. Dem Zusammenhang zwischen Nischenkonstanz und Lebensraum soll daher hier nachgegangen werden.

Relikt und Refugium: Der Terminus Relikt wurde in der Vegetationskunde und Vegetationsgeschichte vor allem mit dem Zusatz Glazialrelikt verwendet. Als reliktsch werden dabei Arten klassifiziert, die unter früheren Klimabedingungen eine weitere Verbreitung hatten, die nun auf ein Restvorkommen in Refugien geschrumpft sind, und die bei geeignetem Klima von dort aus auch wieder expandieren könnten. Präziser sollte man von biogeographischem Relikt sprechen. So verwenden auch HABEL et al. (2010) den Begriff in dem von ihnen publizierten Sammelband. Sie weisen jedoch darauf hin, dass es neben biogeographischen auch taxonomische Relikte gibt. Auch von diesen Autoren wird die Frage nach der Rolle des Habitats für Relikte nicht gestellt, ob also in bestimmten Lebensräumen überproportional viele Relikte (biogeographische wie taxonomische) vorkommen und welche Habitate als Refugien bei Klimaveränderungen dienen können.

KEPPEL et al. (2012) geben eine Synopsis zu englischsprachigen Publikationen über Refugien unter dem Blickwinkel des Klimawandels. Viele der Arbeiten verwenden einen phylogeographischen Ansatz. Neben der häufigen Anwendung auf Glazialrelikte gibt es auch Beispiele mit anderen Zeitschienen und zu Trocken- bzw. Pluvialepochen. Die Verfasser charakterisieren Habitate, die als Refugien (sichere Häfen, Zufluchtsorte) geeignet sind, um Klimawandel in-situ zu überstehen. Diese haben folgende Eigenschaften: 1) kleinräumig heterogene abiotische Bedingungen,

- 2) stabile Umweltbedingungen, möglichst unabhängig von Änderungen des Regionalklimas.
- 3) Kleinflächigkeit. Felsstandorte werden nicht explizit als Refugien erwähnt. Als Eigenschaften reliktsicherer Arten nennen sie Langlebigkeit und geringes Ausbreitungsvermögen. Die Frage ist nun: Sind Felswände und Felsüberhänge (Abb. 1) solche sichere Häfen im Sinne von KEPPEL et al. (2012)?



Abb. 1: Die Balme von Aiguebrun im Luberon (Provence) ist Lebensraum einer Pflanzengesellschaft auf Sickerwasser und bietet Schutz für Mensch und Tier.

Fig. 1: The crag-undercut of Aiguebrun in the Luberon Mountains (Provence) is habitat of a plant community on soaking water and offers shelter for man and his live stock.

Ausgangspunkt der Überlegungen sind zwei ältere Arbeiten: DAVIS (1951) und SNOGERUP (1971) diskutieren am Beispiel von Felsgesellschaften aus der Türkei und dem Vorderen Orient allgemeine Evolutionstrends in Felsgesellschaften. Sie stellen erstens fest, dass Gendrift und Gründereffekte eine wichtige Rolle spielen, da die Populationen klein sind und räumlich isoliert. Sie unterstreichen zweitens, dass das Felsmilieu eine evolutive Falle ist und überdurchschnittlich viel altertümliche Sippen beherbergt (phylogenetische Relikte). Sie betonen schließlich drittens, dass Pflanzenarten in größeren Felsmassiven Klimaschwankungen an Ort und Stelle überdauern können: Die verschiedenen Expositionen, Hangneigungen, Kluftbreiten und –tiefen, Verwitterungstiefen und Ausgangssubstrate bieten eine große Vielfalt von Mikrostandorten auf engstem Raum. Durch einen Wechsel des Wuchsortes im Nahbereich kann also ein großklimatischer Klimawandel kompensiert werden. Nach diesen beiden Autoren stellen Felshabitate sowohl biogeographische als auch phylogenetische Reliktstandorte für Pflanzen dar. Damit sind sie prädestiniert für Parallelevolution und Nischenkonstanz. Diese Hypothesen sollen an verschiedenen Datensätzen geprüft werden.

Ein Ausdruck von Nischenkonstanz der Taxa und der Eignung von Habitaten als Refugien ist das Auftreten vieler vikariierender und miteinander vergesellschafteter Taxa in heute geographisch weit getrennten Gebieten. Eine solche Synvikarianz sensu DEIL (1999) deutet auf Parallelevolution nach der Arealtrennung hin, also allopatrische Speziation ohne Radiation. Sind in diesen vikariierenden Gesellschaften dann auch noch altertümliche Taxa enthalten, so beherbergen die Standorte offenbar sowohl biogeographische als auch taxonomische Relikte. Eine Übersicht der Vikarianzmuster vieler pflanzensoziologischer Klassen aus ganz verschiedenen Lebensräumen (DEIL 1999) zeigte, dass Synvikarianz zum einen vor allem in Extremlebensräumen wie Salzstandorten an Küsten häufig ist, zum anderen in Felshabitaten. Um letzteren Lebensraum und die darin vorkommenden Felspflanzen soll es im Weiteren gehen.

2. Methodischer Ansatz

Um den einleitend formulierten Fragen und Hypothesen nachzugehen, eignen sich pflanzensoziologische Datensätze. Sie erfüllen zwei Bedingungen:

1. Sie liefern floristische Daten von definierten Probeflächen und sind zumindest für die Gefäßpflanzen vollständig. Im Gegensatz zu den heute vielfach verfolgten Taxon-freien Analysen von Strategietypen oder funktionellen Pflanzentypen kann man aus pflanzensoziologischen Aufnahmen nicht nur floristische Ähnlichkeiten zwischen den Probeflächen auf Artniveau errechnen, sondern kann auch Informationen über die Ähnlichkeit auf größerem taxonomischen Niveau (Sektion, Gattung, Familie etc.) und damit über die phylogenetische Ähnlichkeit von Pflanzenbeständen gewinnen.
2. Die Probeflächen werden nach standörtlicher Homogenität ausgewählt. Die erfassten Arten unterliegen gleichen Umweltbedingungen und zur Beschreibung einer Pflanzengesellschaft gehören stets auch die Charakterisierung der Standorteigenschaften und die Verbreitung des Syntaxons. Daher sind Aussagen über die Habitatbindung und damit die Einnischung möglich.

Die ausgewählten Vegetationstypen müssen ferner folgende Voraussetzungen erfüllen:

1. Es muss sich um primäre Vegetation handeln, also nicht solche, die – von ganz verschiedenen Primärhabitaten herkommend – sich an vom Menschen jüngst geschaffenen Standorten neu zusammengefunden hat. Dies ist bei Felsvegetation gegeben.
2. Die Syntaxa (Klassen oder Klassengruppen) müssen über ein größeres Gebiet verbreitet sein, so dass allopatrische Speziation und damit geographische Vikarianz auftreten kann. Andererseits müssen sie auf dasselbe Florenreich begrenzt sein, so dass Evolutionsprozesse und Verwandtschaftsverhältnisse im Datensatz auftreten.

Gebietsauswahl: Es muss sich um einen Raum handeln, der in der jüngeren Erdgeschichte nicht so drastischen klimatischen Veränderungen unterworfen war wie Mitteleuropa mit der letzten Kaltzeit. Die Pflanzen der naturnahen Standorte Mitteleuropas haben sich erst postglazial wieder zusammengefunden aus verschiedenen Rückzugsgebieten südlich der Alpen. Alle Sippen mussten ein gutes Ausbreitungsvermögen haben. Daher verfügt Mitteleuropa kaum über Endemiten und Relikte (abgesehen von Überbleibseln der Tundravegetation, den sogenannten Glazialrelikten). Aus diesen Gründen fiel die Wahl auf Vegetationstypen des Mittelmeerraumes und angrenzender Gebiete.

Exemplarisch werden hier drei Vegetationstypen vorgestellt. Mit den Fallbeispielen eins und zwei hat sich der Verfasser über viele Jahre selbst befasst und eigene Daten erhoben. Alle drei sind an das Felsmilieu gebunden.

1. Sukkulentengesellschaften auf Felsen und an trockenen Kliffs in Südwest-Arabien und auf den Kanarischen Inseln.
2. Die Vegetation von Sickerwasserbalmen im Mediterrangebiet und den angrenzenden Randtropen.
3. Alpine Felsrasen und Polsterstauden in Felsspalten der Ostalpen.

3. Ergebnisse

3.1. Sukkulentengesellschaften auf Felsen und trockenen Kliffs

Bei der vegetationskundlichen Untersuchung der Sukkulentengesellschaft des *Carallumo andeliana*-*Euphorbietum adenensis* (DEIL & MÜLLER-HOHENSTEIN 1984, DEIL 2014) auf einem Kalkplateau im östlichen jemenitischen Hochland (Abb. 2) zeigte sich, dass es auf Art- und Gattungsebene viele vikariierende Taxa zu Beständen des Sukkulentenbuschs der Kanarischen Inseln gibt (Abb. 3) (Tab. 1): Zum einen die beiden Kleinarten *Euphorbia balsamifera* s.str. (Kanaren) und ssp. *adenensis* (SW-Arabien und gegenüberliegende Küsten Afrikas) und weitere Vertreter aus der laubwerfenden Sektion *Pachycladae*, zum anderen auch solche aus der kandelaberförmigen bedorneten Sektion *Diacanthium* (*Euphorbia inarticulata*, Abb. 4 und *E. canariensis*, Abb. 5) sowie Repräsentanten mit runden, unbedorneten sukkulenten Trieben (Sektion *Tirucalli*) wie *E. schimperi* (Abb. 6) und *E. aphylla* (Abb. 7). Und es folgen viele weitere Vikarianzpaare von Gattungen aus ganz verschiedenen Familien wie Asteraceen (*Kleinia*) (Abb. 8, 9), Asclepiadaceen (*Caralluma*), Scrophulariaceen (*Campylanthus*) und Liliaceen (*Aloe*).



Abb. 2: Sukkulentengesellschaft mit *Euphorbia balsamifera* ssp. *adenensis* auf dem Kalkplateau bei Al Harrah, Jemen.

Fig. 2: Succulent community with *Euphorbia balsamifera* ssp. *adenensis* on the limestone plateau near Al Harrah, Yemen.



Abb. 3: Sukkulentengesellschaft mit *Euphorbia balsamifera* s.str. in der Küstenebene bei Adeja auf Teneriffa, Kanarische Inseln.

Fig. 3: Succulent community with *Euphorbia balsamifera* s.str. on the coastal plain near Adeja on Tenerife, Canary Islands.

Tab. 1: Vikariierende Arten in *Euphorbia balsamifera*-Gesellschaften der Kanarischen Inseln und Südwest-Arabiens (aus DEIL & MÜLLER-HOHENSTEIN 1984, verändert).

Vicarious species in *Euphorbia balsamifera*-communities of the Canary Islands and in Southwest-Arabia (from DEIL & MÜLLER-HOHENSTEIN 1984, modified).

Verbreitung	Makaronesien	Eritreo-Arabien
<i>Euphorbia</i> Subgen. <i>Athymalus</i>	<i>E. balsamifera</i> s.str.	<i>E. b. ssp. adenensis</i>
<i>Euphorbia</i> Subgen. <i>Euphorbia</i>	<i>E. canariensis</i>	<i>E. inarticulata</i>
<i>Euphorbia</i> Subgen. <i>Esula</i>	<i>E. aphylla</i>	<i>E. schimperii</i>
	<i>E. regis-jubae</i>	
<i>Kleinia</i>	<i>K. neriifolia</i>	<i>K. odora</i>
<i>Caralluma</i>	<i>C. burchardii</i>	<i>C. awdeliana</i>
		<i>C. hexagona</i>
		<i>C. quadrangula</i>
<i>Campylanthus</i>	<i>C. salsoloides</i>	<i>C. pungens</i>
<i>Aloe</i>	<i>A. vera</i>	<i>A. vacillans</i>

Die pflanzensoziologische Bearbeitung der Felsgesellschaften im Südwesten der Arabischen Halbinsel (DEIL 2014) zeigte, dass sie - je nach Höhenstufe und Wasserversorgung - verschiedenen Klassen angehören. Die weiteren Darstellungen hier konzentrieren sich auf die planare bis montane Stufe des Jemenitischen Randgebirges zwischen 14 und 16⁰ nördlicher Breite. In dem dort herrschenden semi-ariden bis subhumiden und weitgehend frostfreien Klima werden die Felsgesellschaften von Sukkulanten dominiert. Sie gehören alle zu der Klasse *Kleinio odorae-Carallumetea penicillatae*. Ein syntaxonomischer Überblick findet sich bei DEIL (2014, Tab. 5), die floristische Zusammensetzung wird aus Tab. 4 bei DEIL (2014) ersichtlich.

Die Gesellschaften der *Kleinio odorae-Carallumetea* des eritreo-arabischen Raumes finden ihr floristisches und ökologisches Pendant in den *Kleinio neriifoliae-Euphorbietea canariensis*, dem kanarischen Sukkulantenbusch. Letztere Klasse ist die Klimaxvegetation der infra- und thermomediterranen Stufe der Kanaren (DEL ARCO AGUILAR 2006).

Neben der offenkundigen Parallelevolution der sukkulenten Felsvegetation zwischen SW-Arabien (*Kleinio-Carallumetea*) und Makaronesien (*Kleinio-Euphorbietea*) zeigen sich Unterschiede in der Evolution und Diversifikation einiger Sippen. Einige Gattungen haben ihr Entfaltungszentrum im eritreo-arabischen Raum: Die *Stapelieen* z.B. entwickelten dort mit 19 *Caralluma*-Arten eine beeindruckende Artenfülle (Abb. 10). Auf den Kanarischen Inseln kommen nur 2 *Caralluma* Spezies vor. Ähnlich ist das Bild bei der Gattung *Ceropegia* mit 10 Arten im eritreo-arabischen Phytochorion und nur 2 Arten auf den Kanaren. Auch in den Gattungen *Campylanthus* (THIV et al. 2010 b), *Kleinia* (PELSER et al. 2007) und *Aloe* ist der Raum um den Südausgang des Roten Meeres viel artenreicher als Makaronesien. Für *Aloe* sind die Felshabitate jedoch nicht Refugien und Reliktstandorte. Die Gattung ist in SW-Arabien (29 Arten) und am Horn von Afrika in starker Entfaltung begriffen und hat zahlreiche Neoendemiten hervorgebracht (CARTER et al. 2011). Die Speziation war mit ökologischer Radiation verbunden: Die Gattung hat höhenvikariante Taxa

ausgebildet. Daneben gibt es nischenäquivalente geographische Vikarianten in den separierten Gebirgsstöcken (für Details siehe DEIL 2014).



Abb. 4: *Euphorbia inarticulata*, Jemen.
Fig. 4: *Euphorbia inarticulata*, Yemen.



Abb. 5: *Euphorbia canariensis*, Teneriffa.
Fig. 5: *Euphorbia canariensis*, Tenerife.



Abb. 6: *Euphorbia schimperi*, Jemen.
Fig. 6: *Euphorbia schimperi*, Yemen.



Abb. 7: *Euphorbia aphylla*, Teneriffa.
Fig. 7: *Euphorbia aphylla*, Tenerife.



Links:

Abb. 8: *Kleinia odora*, Jemen.

Fig. 8: *Kleinia odora*, Yemen.

Unten rechts:

Abb. 9: *Kleinia neriifolia*, Teneriffa.

Fig. 9: *Kleinia neriifolia*, Tenerife.



Die Gattung *Campylanthus* hat ihr Entstehungs- und Entfaltungszentrum (Genozentrum) im eritreo-arabischen Raum (THIV et al. 2010 b). Die molekularen Analysen lassen eine Trennung in eine östliche (eritreo-arabische) und westliche (kanarische) Entwicklungslinie im Mittleren Miozän vermuten (HJERTSON 2003, HJERTSON et al. 2008, THIV et al. 2010 b). Die Aridisierung (= Saharisierung) Nordafrikas vor ca. 6 Mio. Jahren hat die Wanderwege und Vorkommen zwischen Arabien (incl. Ostafrika) und Kanaren (incl. NW-Afrika) unterbrochen. Damit bestätigen die neueren Arbeiten die Entstehung dieses Vikarianzmusters durch Aufsplitterung eines durchgehenden Vorkommens bzw. einer Wanderung von Ost nach West durch Nordafrika (Vikarianzhypothese sensu SANMARTIN et al. 2010) und damit eine Interpretation, wie sie bereits MEUSEL (1965), AXELROD & RAVEN (1978) und BRAMWELL (1976, 1985) formuliert haben. Diese Autoren sprachen von alt-afrikanischen Elementen bzw. von der Afrikanischen Randflora.

Umgekehrt ist es bei den Crassulaceen: Dort haben Vertreter des Sempervidoideae mit 70 Arten auf den Kanarischen Inseln eine explosive Speziation und Radiation durchlaufen (THIV et al. 2010 a). Die neuen Taxa entwickelten sich in eine Vielzahl bioklimatischer Nischen in verschiedene Höhenstufen hinein. Im Jemen kommt einzig *Aeonium leucoblepharum* vor. Die Großdisjunktion Arabien-Kanaren wurde in älteren Arbeiten (z.B. MEUSEL 1965, LÖSCH 1987) ebenfalls als Relikt der alt-afrikanischen Randflora betrachtet. Nach neueren molekularen Studien (u.a. JORGENSEN & OLESEN 2001, MORT et al. 2002) ist sie das Ergebnis einer jungen Fernausbreitung und *Aeonium leucoblepharum* ist eine junge, abgeleitete Sippe. Dies zeigt, dass die Disjunktionen zwischen SW-Arabien und den Kanaren sowohl sehr alte Muster sein können als auch Ergebnis junger Fernausbreitung. ANDRUS et al. (2004) geben eine Synopsis der molekularen Studien zu dem Muster der makaronesisch-sw-arabischen Disjunktionen und ihrer Entstehungszeit.



Abb. 10: Einige Beispiele für die Artenvielfalt der Asclepiadaceae, insbesondere in der Gattung *Caralluma*. Mit Ausnahme von *C. europaea* kommen alle diese Arten in SW-Arabien vor.

Fig. 10: Some examples for the species diversity in Asclepiadaceae, especially in the genus *Caralluma*. All species except *C. europaea* occur in in SW-Arabia.

3.2. Vegetation von Sickerwasserbalmen

Balmen (französisch Baumes) sind Felsüberhänge, welche die darunterliegenden Halbhöhlen oft vor direkten Niederschlägen abschirmen (siehe Abb. 1). Die dort siedelnden Pflanzen leben vom Ablaufwasser an der Felsoberfläche oder vom Kluftwasser, das aus dem Felsinneren austritt. Man findet Balmen vor allem im Kalk- und Dolomitgestein und bei verkarsteten Felsen. Dann ist das Kluftwasser mit Kalziumkarbonat gesättigt. Beim Austritt aus dem Fels kommt es zur Ausgasung, und damit zur Kalktuffbildung. Diese wird durch Verdunstung und durch die Photosynthese der auf dem Travertin siedelnden Moose verstärkt (PENTECOST 1996). Dies ist dann das Keim- und Wurzelsubstrat für die Gefäßpflanzen.

Auch der Temperaturhaushalt von Felskliffs und Balmen hat Besonderheiten: Der Tages- und Jahresgang der Temperatur ist nahe an der Felsoberfläche gegenüber dem Freilandklima stark gedämpft (FARRER 1998, SCHROPP 2005). Daher können in Balmen auch Hautfarne wie *Trichomanes speciosum* weit in die temperate Klimazone vorstoßen, allerdings meist nur als Gametophyten, die mit dem begrenzten Lichtangebot tief im Inneren der Halbhöhlen zurechtkommen (RUMSEY et al. 1998, RASBACH et al. 1999).

Die Vegetation der Sickerwasserbalmen im Mediterrangebiet und im Nahen Osten gehört zur Klasse *Adiantetea capilli-veneris*. In früheren Arbeiten (DEIL 1989, 1994, 1995 und 1996) konnte gezeigt werden, dass es nur einige wenige Klassencharakterarten gibt, die durch das Verbreitungsgebiet hindurchgehen (siehe Tab. 2 bei DEIL 1996 auf Basis von 513 Aufnahmen aus 74 Publikationen). Unter den Gefäßpflanzen ist dies der namensgebende Frauenhaarfarn *Adiantum capillus-veneris*, weniger hochstet ist *Samolus valerandi*. Bei den Moosen sind *Eucladium verticillatum* und *Pellia endiviifolia* die häufigen und durchgehend auftretenden Arten. Diese Matrix-Arten sind den Standorten gemeinsamen, selbst wenn man so weit auseinanderliegende Kliff-Halbhöhlen-Catenen wie die in den Südalpen (Abb. 11) und im Südjemen (Abb. 12) vergleicht. Dieser Artengrundstock wird meist als Basalassoziation *Eucladio-Adiantetum* gefasst. Man kann auch dem Argument von FOUCAULT (2015) folgen und die Gesellschaften nur mit den Gefäßpflanzen definieren, da hinter der weniger konstanten Zusammensetzung der Moossschicht eine andere standörtliche Skala und teils auch dynamische Prozesse stehen. Dann ist das *Samolo valerandi-Adiantetum* im Sinne von FOUCAULT (2015) die Typusassoziation der Klasse. Für die vollständige Nomenklatur der Syntaxa (einschließlich Autorennamen) sei auf DEIL (1996, Verz. 1 und 3) und auf FOUCAULT (2015) verwiesen.

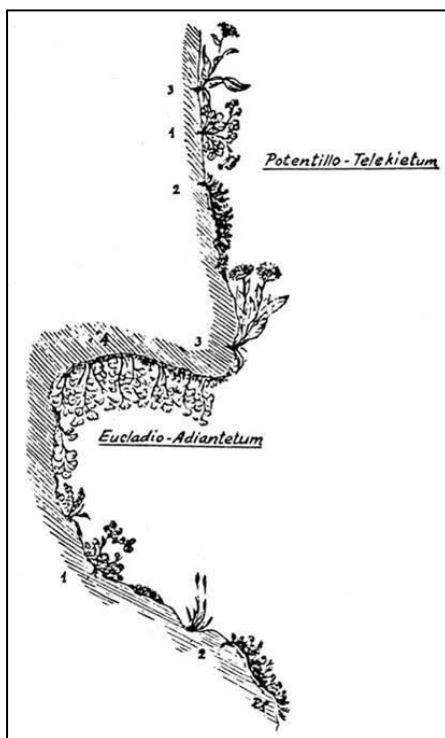


Abb. 11: Kliff-Halbhöhlen-Catena mit Tropfwasser in Insubrien (Südalpen) (aus SUTTER 1969).
Fig. 11: Cliff-half cave-catena with dripping water in Insubria (Southern Alps) (from SUTTER 1969).



Abb. 12: Sickerwasserbalme im Westlichen Jemenitischen Randgebirge (SW-Arabien) (aus DEIL 1996).
Fig. 12: Crag-undercut with soaking water in the Western Yemeni Escarpment (SW-Arabia) (from DEIL 1996).

Daneben gibt es hochspezifisch an das *Adiantetea*-Milieu gebundene Lokalendemiten aus drei Gattungen, die in verschiedenen Gebieten der Mediterraneis, des eritreo-arabischen und des

irano-turanischen Raumes ein Vikariantenmosaik ausbilden: 1) Im zentralen und nordwestlichen Mittelmeerraum sind es Vertreter der Gattung *Pinguicula*, 2) in der südwestlichen Mediterraneis (einschließlich der Kanarischen Inseln) und in den Gebirgen der südlich angrenzenden Wüstengebiete sind es *Hypericum*-Arten, und 3) im Nahen Osten, auf der Arabischen Halbinsel und in Vorderasien *Primula*-Arten aus der Untergattung *Sphondylia*. Da die Lokalendemiten jeweils aus engen Verwandtschaftskreisen stammen, hat der Verfasser vorgeschlagen, die supraspezifischen Taxa (Untergattungen, Sektionen) als Kenntaxa zur Charakterisierung und Benennung von Coeno-Verbänden zu verwenden (zum Coenosyntaxon-Konzept und zur Nomenklatur siehe DEIL 1994).

Seit den Untersuchungen und Publikationen im Zeitraum 1989 bis 1998 sind sowohl zahlreiche neue Arten und Gesellschaften beschrieben worden, als auch wurden etliche der Verwandtschaftskreise taxonomisch und phylogenetisch sowohl mit klassischen wie auch mit molekulargenetischen Methoden bearbeitet. Es soll hier ein Überblick über die Rolle der Sickerwasserhalbhöhlen als Refugien und Reliktstandorte im Licht der neuen Erkenntnisse gegeben werden.

Zur Gattung *Pinguicula*: Es wurden zahlreiche neue Arten beschrieben, die an Sickerwasserstandorten wachsen, vor allem aus Italien (CASPER & STEIGER 2001, ANSALDI & CASPER 2009). Die Apenninen-Halbinsel stellte sich mit 11 endemischen Arten neben Spanien als ein Zentrum der Diversität der Fettkräuter in Europa heraus. Die Revisionen der Gattung für Italien (CONTI & PERUZZI 2006, DE CASTRO et al. 2016) bzw. die Iberische Halbinsel (BLANCA et al. 1999, BLANCA 2001) klärten zahlreiche taxonomische Fragen und erbrachten ein präziseres Bild der Verbreitung der Arten.

Neue Gesellschaften wurden aus den Randalpen in Norditalien beschrieben (GIOVAGNOLI & TASINAZZO 2012, DAKSKOBLER et al. 2014) und von Gran Canaria (QUINTANA VEGA et al. 2006). FOUCAULT (2015) hat eine sehr umfassende Revision der Klasse für Frankreich vorgelegt und die syntaxonomische Gliederung im gesamtmediterranen Kontext diskutiert.

Tab. 2 gibt eine Übersicht über die bisher beschriebenen *Adiantetea*-Gesellschaften, welche durch endemische *Pinguicula*-Arten charakterisiert werden. Weitere Arten, die nach den Floren- und Fundortangaben ebenfalls an sickerfeuchten Felsen vorkommen, sind *P. mariae* und *P. apuana* aus den Apuanischen Alpen (Italien) und *P. fiorii* und *P. vallis-regia* aus den Abruzzen. Für *P. mariae* und *P. apuana* liegen nun ebenfalls pflanzensoziologischen Daten vor, welche die Einnischung in die *Adiantetea* bestätigen (TOMASELLI et al. 2018).

Aus den neueren Arbeiten ergibt sich nun ein etwas weiteres Synareal des *Coeno-Pinguiculion* (Abb. 13). Es reicht von den Causses südlich des französischen Zentralmassivs nach Nordspanien und über das Iberische Randgebirge zur östliche Betischen Kordillere. Das Synareal auf der Apenninen-Halbinsel hat sich durch die neueren Arbeiten deutlich ausgeweitet von den Seealpen bis in die Abruzzen und in den Südalpen bis Friaul und Istrien.

Die neueren taxonomischen Studien der Gattung *Pinguicula* (BLANCA et al. 1999, BLANCA 2001, CIESLAK et al. 2005) bestätigen weitgehend die Gliederung von CASPER (1966). Alle Fettkräuter der *Adiantetea* gehören zur Untergattung *Pinguicula* (clade IV bei CIESLAK et al. 2005), teils zur Sektion *Pinguicula*, teils zur Sektion *Longifolia* (BLANCA 2001). Die letzteren beiden Untergruppen trennen sich auch in den molekularen Analysen bei CIESLAK et al. (2005) auf. Ein Unterzweig umfasst die Arten in Iberien, Frankreich und den Seealpen, der andere die Arten im Vorland der

Ostalpen und im Apennin. Die Auftrennung geht vermutlich auf zwei getrennte Refugien im Pleistozän zurück. Beide Gruppen haben frostharte, nicht karnivore Winterrosetten, die sich auch vegetativ vermehren können durch ein Hibernaculum mit Gemmae an der Basis (LEGENDRE 2000) oder durch Stolonen (BLANCA 2001). Nur die Sommerrosetten kommen zur Blüte (CIES-LAK et al. 2005).

Tab 2: *Pinguicula* als Charaktertaxon von *Adiantetea*-Gesellschaften
Pinguicula as character taxon of *Adiantetea* communities

Pinguicula-Spezies	Pflanzengesellschaft	Verbreitung
<i>P. poldinii</i>	Hymenostylio-Pinguiculetum poldinii	Venetianische Voralpen, Italien
<i>P. reichenbachiana</i>	Adianto-Pinguiculetum reichenbachianae	Ligurische u. Apuanische Alpen
<i>P. longifolia</i> ssp. <i>caussensis</i>	Carici-Pinguiculetum caussensis	Causses Gebirge, Frankreich
<i>P. longifolia</i> s.str.	Adianto-Pinguiculetum longifoliae	Zentrale Pyrenäen, Spanien
<i>P. grandiflora</i> s.str.	Hyperico-Pinguiculetum coenocantabricae	Nord- und NO-Spanien
<i>P. dertosensis</i>	Southbyo-Pinguiculetum dertosensis	Spanische Levante; Betisches Gebirge
<i>P. dertosensis</i>	Adianto-Pinguiculetum dertosensis	Katalonien
<i>P. vallisneriifolia</i>	Pinguiculetum vallisneriifoliae	Östliche Betische Kordillere
<i>P. mundi</i>	Eucladio-Pinguiculetum mundi	Östliches spanisches Randgebirge

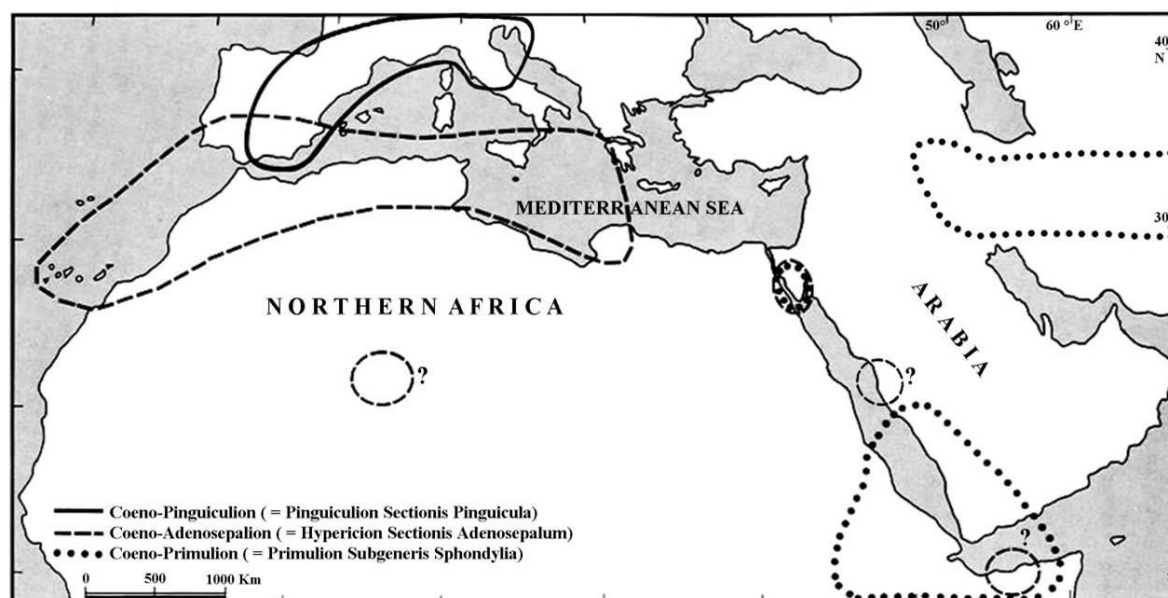


Abb. 13: Verbreitung der Coeno-Verbände der Klasse *Adiantetea capilli-veneris* (aus DEIL 1994, verändert).

Fig. 13: Distribution of the Coeno-alliances within the class *Adiantetea capilli-veneris* (from DEIL 1994, modified).

In der aktuellen Artenzusammensetzung der *Coeno-Pinguiculion*-Gesellschaften wird folgendes sichtbar: Es gab eine Ausgangssippe von *Pinguicula* Subgenus *Pinguicula*, welche durch die Aridisierung des Mittelmeerraumes im späten Tertiär eine Arealzersplitterung erfuhr. Die isolierten Teilpopulationen haben verschiedene Arten entwickelt, sind jedoch im gleichen ökologischen und soziologischen Kontext verblieben (Nischenkonstanz). Die einzelnen Felsmassive wirken wie terrestrische Inseln (siehe z.B. die Balmen der Causses, Abb. 14 und die dort endemische *Pinguicula longifolia* ssp. *caussensis*, Abb. 15). Die Samen sind zwar klein und Fernausbreitung durch Anemochorie ist daher im Prinzip möglich. Sie sind jedoch nur kurz keimfähig und die Samenkapseln werden in Felsritzen abgelegt (geoautochor) (BLANCA 2001). Dies begünstigt die Stabilisierung der Population vor Ort und vermindert Fernausbreitung und damit Genfluss zwischen entfernteren Populationen. Dauerbeobachtungen zu *Pinguicula longifolia* ssp. *caussensis* in einer Balme der Causses zeigt eine hohe Konstanz der Wuchsorte der Individuen (SCHROPP 2005).

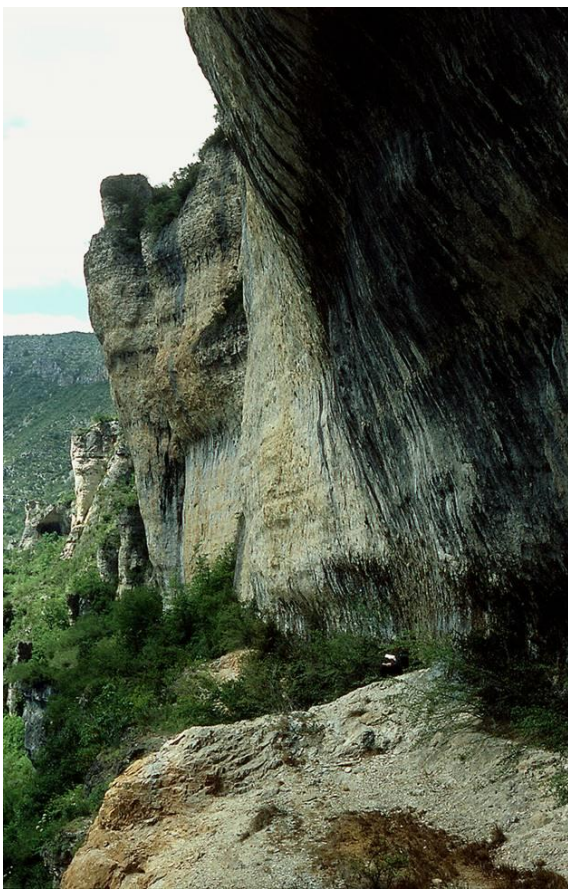


Abb. 14: Balme bei Pugnatoire in den Causses Mejean (Frankreich). Das *Carici-Pinguiculetum caussensis* gedeiht an den Sickerwasserstellen im unteren Balmenbereich.

Fig. 14: Baume near Pugnatoire in the Causses Mejean (France). The *Carici-Pinguiculetum caussensis* grows on sites with soaking water in the lower part of the crag-undercut.



Abb. 15: *Pinguicula longifolia* ssp. *caussensis* in den Causses Mejean (Frankreich).

Fig. 15: *Pinguicula longifolia* ssp. *caussensis* in the Causses Mejean (France).

Zur Gattung *Hypericum*: Auf den Kanarischen Inseln, im Südwesten des Mediterranraumes und in den angrenzenden Gebirgsstöcken des sahara-arabischen Raumes (Hoggar, Asir, Hijaz, Nordsomalia) treten als Lokalendemiten *Hypericum*-Arten auf. Sie sind ökologisch eng an die *Adiantetea* gebunden. Eine Reihe von Pflanzengesellschaften wurde beschrieben (Tab. 3): Die Hartheuarten sind oft auch namensgebend für die Assoziationen. Die neueren systematischen Arbeiten konnten den Status und die Verbreitung von *Hypericum coadunatum* (Kanarischen Inseln) (Abb. 16), *H. tomentosum* (Maghrebinische Gebirge) (Abb. 17) und von *H. naudinianum* (Marokkanisches Rif und Atlasgebirge) klären. Pflanzensoziologisch noch nicht untersucht sind eine Reihe weiterer Arten, die nach den Floren- und Herbarangaben auch im *Adiantetea*-Milieu wachsen: *Hypericum caprifolium* (Sickerfeuchte Kalkfelsen des ostspanischen Randgebirges), *H. psilophyllum* (moosreiche Quellfluren und sickerfeuchte Wadiränder im Hoggargebirge (Algerien) (QUEZEL 1965) und in der Todra-Schlucht (Marokko), *H. collenettae* (Asir, Saudi Arabien) und *H. somaliense* (Nordsomalia).

Nach ROBSON (1981, 1996, 2012) gehören alle diese Arten zu einer Verwandtschaftsgruppe, der Sektion *Adenosepalum*. Daher verwendete DEIL (1994) diese Sektion zur Beschreibung des *Coeno-Adenosepalion*. Die Verbreitung des Coeno-Verbandes zeigt Abb. 13.

Tab 3: *Hypericum* als Charaktertaxon von *Adiantetea*-Gesellschaften
Hypericum as character taxon of *Adiantetea* communities

Hypericum-Spezies	Pflanzengesellschaft	Verbreitung
<i>H. coadunatum</i>	<i>Adianto-Hypericetum coadunati</i>	Kanarische Inseln
<i>H. tomentosum</i>	<i>Adianto-Hypericetum naudiniani</i>	Rif und Atlas Gebirge
<i>H. naudinianum</i>	<i>Adianto-Hypericetum naudiniani</i>	Rif und Atlas Gebirge
<i>H. pubescens</i>	<i>Adianto-Hypericetum pubescentis</i>	Betische Kordillere, Mittlerer Atlas
<i>H. tomentosum</i>	<i>Eucladio-Pinguiculetum vallisneriifoliae</i>	Betische Kordillere
<i>H. sinaicum</i>	<i>Adianto-Primuletum boveanae</i>	Sinai

Die Gattung *Hypericum* umfasst ca. 490 Arten (ROBSON 2012). Davon gehören 27 Arten zur Sektion *Adenosepalum*. Sie wachsen überwiegend an Felsen mit Sicker- und Spritzwasser. Die Sektion ist kanarisch-westmediterran-saharisch-arabisch-somalisch verbreitet. Sie enthält perenne Kräuter und Halbsträucher.

MESENGUER et al. (2013, 2015) und NÜRK et al. (2013) stellen die Evolution von *Hypericum* im Lichte der Paläogeographie und Paläoklimatologie dar. Danach sind die Ahnen tropische Sträucher, aus denen sich im Mittleren Tertiär in der Westlichen Paläarktis krautige Arten entwickelten. Die Verfasser der molekularen Analysen sehen (im Gegensatz zu ROBSON) die Sektion *Adenosepalum* als polyphyletisch an und nicht als basal, sondern als abgeleitet. Nach ihren Studien gehören die *Adiantetea*-Arten zu zwei nahe verwandten Linien, der *Caprifolium-Pubescens*-Gruppe. Diese monophyletische Gruppe trennte sich während einer Abkühlungsphase im späten Miozän vor ca. 10 Mio. Jahren in der Westlichen Paläarktis ab. Durch die Aridisierung des Mittelmeerraumes und weiter südlich durch die Saharisierung zersplitterte das Areal der Ausgangstaxa. Es erfolgte wie bei *Pinguicula* eine allopatrische Speziation ohne ökologische Radiation (Nischen-

konstanz). Die Arten verbleiben in ihrem ökologischen und soziologischen Kontext. Die heutigen Vorkommen in den *Adiantetea* sind geographische Relikte einer in Feuchteperioden weiteren Verbreitung. Das von großklimatischen Schwankungen wenig betroffene stenohygrische Milieu der Kluftwasserstandorte erlaubte ihr Überleben. Die Sickerwasserbälmen bieten Refugien.



Abb 16: *Hypericum tomentosum* im Zentralen Rifgebirge (Marokko).

Fig. 16: *Hypericum tomentosum* in the Central Rif Mountains (Morocco).



Abb. 17: *Hypericum coadunatum* auf Gran Canaria (Kanarische Inseln) (Author: J. Ojeda 2009, aus Plantas de mi Tierra).

Fig. 17: *Hypericum coadunatum* on Gran Canaria (Canary Islands) (Author: J. Ojeda 2009, from Plantas de mi Tierra).

Zur Gattung *Primula*: Selbst auf der Arabischen Halbinsel gibt es Sickerwasserstandorte (DEIL 1989). Bisher bekannt und beschrieben ist das *Adianto-Epipactidetum veratrifoliae* an Sicker- und Spritzwasserstellen entlang kleiner Wasserläufe in den Emiraten und im Oman, und das *Adianto-Primuletum verticillatae* in Tropfwasserbälmen in den Gebirgen im SW der Halbinsel (Asir in Saudi Arabien, Westliches Randgebirge im Jemen) (Abb. 12, Abb. 18, DEIL 1989 Tab. 1) und in Nord-somalia (Fundort- und Standortangaben dort nach BIZZARRI 1970). Vergleichbare Bestände mit *P. verticillata* ssp. *simensis* sind aus dem Semiengebirge (Äthiopien) und in Felsgrotten in Eritrea zu erwarten (BIZZARI 1970). Eine nahe verwandte Primel ist *P. boveana*, endemisch an überrieselten Granitfelsen um den Katharina Berg auf dem Sinai (*Primula boveana-Adiantum capillus-veneris*-Gesellschaft nach DANIN (1983, 1986) und OMAR (2014)).



Abb. 18: *Adiantum-Primuletum verticillatae* unter einem Felsüberhang im Haraz-Gebirge (Jemen).

Fig. 18: *Adiantum-Primuletum verticillatae* in a crag-undercut in the Haraz Mountains (Yemen).



Abb. 19: *Primula verticillata* s.str. (Jemen).

Fig. 19: *Primula verticillata* s.str. (Yemen).

Auch hier wiederholt sich das bei *Pinguicula* und *Hypericum* beobachtete Muster: Die *Adiantetetea*-Gesellschaften beherbergen eine Gruppe vikariierender Arten, die dort als geographische und phylogenetische Relikte überlebten. *Primula verticillata* (Abb. 19) und *P. boveana* gehören innerhalb der artenreichen Gattung *Primula* zur altertümlichen Untergattung *Sphondylia* (WENDELBO 1961 a, b). Daher hat DEIL (1989) das *Coeno-Primulion* (besser wäre *Coeno-Sphondylion*) für diese Assoziationsfamilie vorgeschlagen. Eine Reihe weitere Arten aus diesem Verwandtschaftskreis wächst in Vorderasien an feuchten Felsen, unter Felsüberhängen und auf Kalktuff mit Mooslagern und *Adiantum capillus-veneris*: *P. davisii* (Zab-Schlucht in der SO-Türkei), *P. gaubeana* (Luristan, Westlicher Iran), *P. edelbergii* (Östliches Afghanistan), *P. afghanica* (Afghanistan) und *P. floribunda* (Nordwestlicher Himalaya bis Nepal) (RICHARDS 2002). Nahe verwandt und ökologisch ähnlich ist auch *Dionysia mira* (= *Primula aucheri*) aus dem Jabal Abdar im Oman. Damit umfasst das Synareal des *Coeno-Primulion*-Verbandes die Gebirge Vorderasiens, den Sinai und den eritreo-arabischen Raum (Abb. 13).

Neuere molekulargenetische Arbeiten (MAST et al. 2001) bestätigen, dass die Untergattung *Sphondylia* monophyletisch ist und eine Schwestergattung zu *Dionysia*. Die Wanderung ging aber nicht wie von WENDELBO angenommen und bei DEIL (1989, Abb. 2) dargestellt von der Arabischen Halbinsel aus, sondern die Artengruppe kam aus Vorderasien (TRIFT et al. 2004). Basisarten sind *Dionysia hissarica* (Tajikistan) und *D. balsamica* (Afghanistan). Die *Dionysia*-Arten sind oft auch in trockenen Balmen anzutreffen mit ganz schwachem Kluftwasser, standörtlich vergleichbar den *Sarcocapnos*-Arten im SW-Mediterranen (LIDEN 1986). NOWAK et al. (2014) stellen deshalb eine Gesellschaft mit *D. involucreata* in den Hissar-Bergen in Tajikistan in die *Asplenietea*.

Die molekulargenetischen Untersuchungen von ZHANG & KADEREIT (2004) und MAST et al. (2001) konnten auch klären, dass es sich bei den Vorkommen von *Primula aillonii* in *Adiantetetea*-Beständen der SW-Alpen (RIOUX & QUEZEL 1949) und von *Primula palinuri* an feuchten Felskliffs in Kalabrien um Pseudovikarianz zu den Primeln der *Sphondylia*-Gruppe handelt: Beide Arten gehören zu der Untergattung und Sektion *Auricula* und sind erst sekundär von sonnigen Felsstandorten in das *Adiantetetea*-Milieu hinein evolviert.

3.3. Alpine Felsrasen und Polsterstauden in Felsspalten

Das dritte Fallbeispiel betrifft ein ganz anderes Milieu und eine ganz andere Zeitschiene. Es geht um Endemiten in Felsklüften und Kalkschuttrassen der alpinen und der nivalen Stufe der Europäischen Alpen (Abb. 20) (genauer der Ostalpen) und um die Rolle der letzten Eiszeit auf die heutige Artenzusammensetzung. In einer Studie über Relikte und Endemiten in Bayern und ihre Vergesellschaftung stellt SCHUHWERK (1990) fest, dass die Kalkfelsrasen des *Caricetum firmae* in den Bayerischen Randalpen und weiter durch den Ostalpenbogen zahlreiche endemische Polsterpflanzen beherbergen. Viele der Matrixarten der Gesellschaft sind durch die gesamten Kalkmassive der Ostalpen hindurch verbreitet (z.B. *Carex firma*, *Saxifraga caesia*, *Crepis jaquinii* und *Chamorchis alpina*), andere kommen nur in einigen Gebirgsstöcken vor. Letztere stammen v.a. aus den Gattungen *Gentiana*, *Primula*, *Androsace*, *Pedicularis*, *Saxifraga* und *Potentilla*. Er interpretiert dies als ein historisches Muster und stellt die Hypothese auf, dass es sich bei den Endemiten um ausbreitungsschwache Arten handelt, die auch heute noch in den Gebirgsstöcken sitzen, die ihnen während der letzten Eiszeit unvergletscherte Gipfelbereiche und Felswände zur Überdauerung geboten haben. Er spricht von Eiszeitlichen Überwinterungsgesellschaften bzw. von vegetationshistorischen Reliktformen des *Caricetum firmae*. Reliktarten am nordöstlichen Alpenrand sind z.B. *Primula clusiana* (Abb. 21), *Potentilla clusiae*, *Saussurea pygmaea*, *Pedicularis rosae* und *Gentiana pumila*, am südöstlichen Gebirgsrand und in den Dolomiten z.B. *Potentilla nitida* (Abb. 22), *Primula wulfeniana*, *Saxifraga squarrosa* und *Gentiana terglouensis*. Auch PIGNATTI & PIGNATTI (2014) betrachten das in der alpinen Stufe der Dolomiten endemische *Potentilletum nitidae* als eine Assoziation mit Reliktcharakter von präglazialer Entstehung, die an senkrechten Felsen die Eiszeiten überdauert hat.

Dass die Randalpen während der Eiszeiten Überdauerungsstandorte für Pflanzenarten der alpinen und nivalen Stufe geboten haben, schlossen bereits CHODAT & PAMPANINI (1902) aus rezenten Verbreitungsbildern. Sie sprachen von „Massivs de Refuges“. Inzwischen sind diese Hypothesen durch zahlreiche molekularbiologische Studien bestätigt, welche die Refugialgebiete und (im Falle der weiter verbreiteten Arten) die postglazialen Wanderwegen rekonstruierten. Es handelt sich also um in-situ Persistenz in Peripher- und Nunataker-Refugien im Sinne von HOLDE-REGGER & THIEL-EGENTER (2009), nicht um Refugien im eisfreien Vorland.

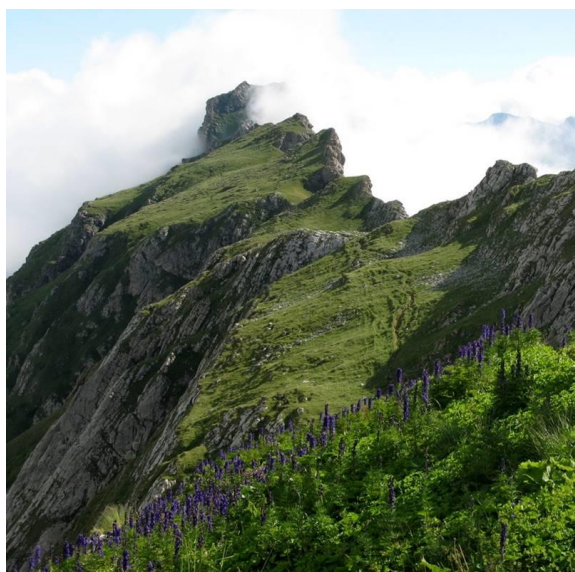


Abb. 20: Felsrasen und Kliffs am Üschinengrat, Berner Alpen.

Fig. 20: Rock turfs and cliffs at Üschinengrat, Berner Alps.



Abb. 21: *Primula clusiana* (aus Lippert 1981).

Fig. 21: *Primula clusiana* (from Lippert 1981).



Abb. 22: *Potentilla nitida*, das Dolomitenfingerkraut (aus Lippert 1981).

Fig. 22: *Potentilla nitida*, the Dolomites Cinquefoil (from Lippert 1981).

TRIBSCH & SCHÖNSWETTER (2003) rekonstruierten aus dem rezenten Arealbild und aus den molekularen Daten zahlreicher Ostalpenendemiten deren Eiszeitrefugien (Abb. 23). Die Refugien C1, 4, 7 und 8 haben exklusive Endemiten aus den Gattungen *Androsace*, *Primula*, *Phyteuma*, *Saxifraga*, *Festuca* und *Sempervivum*. Die meisten sind hochalpine (blau kariert) und subnivale Arten (blaue Kreuze). Eine schöne Synopsis einer Vielzahl von molekularen Studien zur Phylogeographie von 12 alpinen Arten liefern SCHÖNSWETTER et al. (2005). Die meisten Arten überlebten die letzte Eiszeit in den Randalpen, nur wenige (z.B. *Eritrichium nanum*) auf einzelnen Nunatakern im Zentralalpenbereich. Es gibt nur wenige Fernausbreitungsereignisse und die potenziellen Areale sind nacheiszeitlich nicht ausgefüllt worden. Dies gilt für die Alpen insgesamt: Die aktuellen Umweltbedingungen liefern keine Erklärung der Endemismenzentren der Alpen, sondern nur die Paläodaten (Vereisung) (TRIBSCH 2004, AESCHIMANN et al. 2011 a, b). Es scheint also im heutigen Verbreitungsbild der lokalendemischen Polsterstauden der Kalkfelsklüfte und –rasen das eiszeitliche Refugialvorkommen durch. ESSL et al. (2011) vermuten Ausbreitungslimitierung bei Gefäßpflanzen und anderen Organismengruppen als Erklärung für die bessere Übereinstimmung der Diversitäts- und Endemitenmuster mit den potenziellen Glazialrefugien denn mit aktuellen Umweltvariablen.

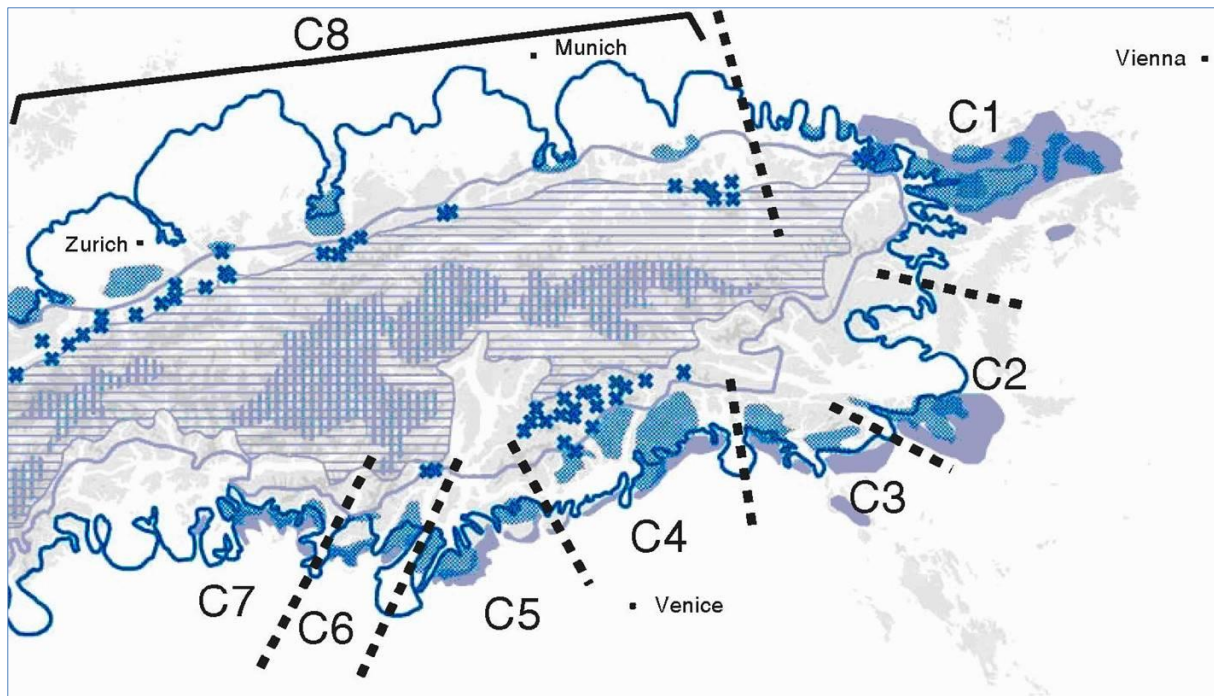


Abb. 23: Glazialrefugien (C1-C8) für kalkliebende Felspflanzen in den Ostalpen (aus TRIBSCH & SCHÖNSWETTER 2003).

Fig. 23: Glacial refugia (C1-C8) for calcicolous rock plants in the Eastern Alps (from TRIBSCH & SCHÖNSWETTER 2003).

4. Diskussion

Wie an drei Beispielen aus dem Mittelmeerraum, der nördlichen Paläotropis und den Ostalpen gezeigt werden konnte, sind es historische Prozesse in ganz verschiedenen Zeitskalen, welche die aktuelle Artenzusammensetzung mitbestimmen. Die heutigen Vergesellschaftungen ergeben sich nicht nur aus der Wirkung der derzeitigen Umweltfilter auf den regionalen Artenpool, sondern es werden floristische und räumliche Muster sichtbar, hinter denen historische Effekte (insbesondere frühere Klimabedingungen) stecken. Ferner werden evolutive Prozesse (Fallbeispiele 1 und 2) und Ausbreitungslimitierungen (Fallbeispiele 2 und 3) der beteiligten Sippen sichtbar. Durch die in den letzten Jahrzehnten entwickelten molekulargenetischen Methoden sind nun gesicherte Aussagen zum Zeitpunkt der Differenzierung einiger der beteiligten Sippen möglich und damit zum Entstehungszeitpunkt dieser historischen Muster. Sie reichen vom Mittleren Miozän (Fallbeispiel 1) über das Späte Miozän, das Pliozän und Quartär (Fallbeispiel 2) bis zur letzten Eiszeit (Fallbeispiel 3).

Die Beispiele 1 (*Kleinio-Carallumetia*) und 2 (*Adiantetia*) bestätigen die Hypothese von DAVIS (1951) und SNOGERUP (1971), dass Felshabitate als evolutive Falle fungieren. Unter den Chasmodontophyten sind ursprüngliche Taxa überrepräsentiert. Die Felshabitate beherbergen phylogenetische Relikte. Viele Taxa sind durch erdgeschichtliche Zeiträume hindurch miteinander vergesellschaftet und bilden „alte“ Gesellschaften mit Ko-Evolution. Sie folgen also in den beiden Modellen bei WHITTAKER (1975) (Abb. 24) eher der linken Version und sind nicht, wie rechts dargestellt, nur zeitweilige Schicksalsgemeinschaften im Laufe der Erdgeschichte. In letzterem

Fall wechseln die Arten im Zeitverlauf die Assoziierung und treten bei der Speziation in neue zöologische Zusammenhänge ein. Die heute gemeinsam wachsenden Arten sind aus verschiedenen Vorläufergesellschaften neu zusammengetreten. Im linken Teil des Modells sind die Arten vergesellschaftet auf Grund gemeinsamen Vorkommens in einer Vorläufergesellschaft.

Die *Kleinio odorae*-*Carallumetea penicillatae* und die *Kleinio neriifoliae*-*Euphorbietea canariensis* sind ein beeindruckendes Beispiel für Parallelevolution über große Distanzen (viele Tausend Kilometer) und lange Zeiträume (seit dem Miozän) hinweg.

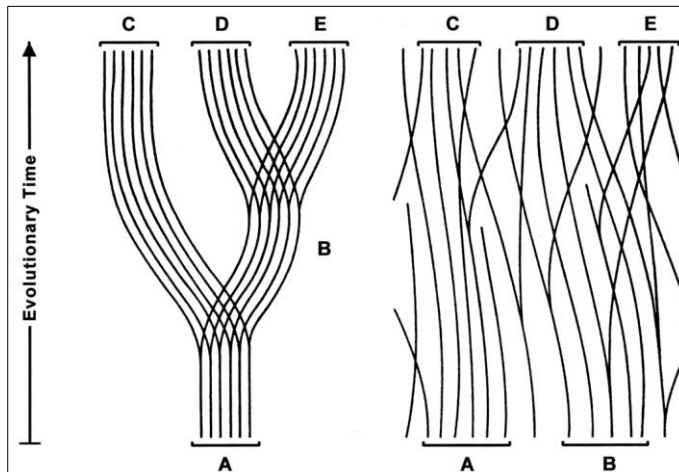


Abb. 24: Evolution von Pflanzenarten und Veränderungen der Pflanzengesellschaften durch die Zeit (nach WHITTAKER 1975) (A-B frühere, C-E heutige Gesellschaften).

Fig. 24: Evolution of plant species and changes in plant communities through time (from WHITTAKER 1975) (A-B former, C-E actual communities).

Der Anteil vikariierender Sippen in Felsgesellschaften ist ebenfalls höher als in Vegetationstypen anderer Lebensräume (DEIL 1999). Dies ist zum einen eine Folge der Konstanz dieser Lebensräume durch Zeit und Raum, zum anderen eine Konsequenz der hohen phylogenetischen Nischenkonstanz der Sippen. Dies meinen DAVIS (1951) und SNOGERUP (1971), wenn sie von evolutiver Falle sprechen: Das Felsmilieu erfordert relativ spezielle Anpassungen (u.a. Langlebigkeit, langsames Wachstum, geringer reproduktiver Aufwand, Achorie oder Nahausbreitungsstrategien) die insgesamt dem Stress-Toleranz-Syndrom in Sinne von GRIME (1988) entsprechen. Standortsicherung der Population geht vor Neubesiedlung, oder wie FREY et al. (2001) es formulieren: Siedeln geht vor Ausbreitung und Neubesiedlung. Wenn diese Anpassungen einmal erfolgten, dann ist es offenbar recht unwahrscheinlich, dass die Evolution wieder in ein anderes Milieu hinein erfolgt.

Nischenkonservatismus bedeutet dann: Nach einer geographischen Trennung der Areale der Ausgangssippen kann es zwar zu allopatrischer Artbildung kommen, die neu entstehenden Arten verbleiben jedoch im selben ökologischen und soziologischen Zusammenhang. Es tritt also Speziation ohne ökologische Divergenz ein. Betrifft dieser Prozess mehrere oder viele der beteiligten Sippen gleichzeitig, so tritt Parallelevolution im Sinne von WHITTAKER (1975) (Abb. 24) bzw. Diacladogenese sensu BOUCOT (1978) auf. Das Ergebnis sind Parallelgesellschaften sensu KORNAS (1972). DEIL (1992) spricht von vikariierenden Pflanzengesellschaften i.e. Sinne, BROOKS & MCLENNAN (1983) von „association by descent“. Die heutige floristische Zusammensetzung der vikariierenden Gesellschaften erlaubt Rückschlüsse auf die Artenkombination der Vorläufergesellschaft.

Historische Muster werden besonders sichtbar bei den Gesellschaften der Sickerwasserhalbhöhlen (*Adiantetetea*). Dies hat mehrere Gründe:

- 1) Die Wuchsorte haben als geomorphologische Elemente eine hohe Konstanz in Raum und Zeit.
- 2) Das Habitat bietet konstante Umweltbedingungen. Die Wasserversorgung ist durch das Kluftwasser gut abgepuffert und weitgehend unabhängig von Niederschlagsschwankungen des Regionalklimas. Die Standorte sind sowohl stenohygrisch als auch stenotherm und bieten daher günstige Überlebensebenen für feuchtebedürftige Sippen, auch bei Trocken- und Kälteperioden.
- 3) Die Standorte sind räumlich isoliert, die Populationen klein. Wenn die Arten auf Nahausbreitung evolviert sind, wie dies bei *Pinguicula* (geoautochor) der Fall ist, dann sind Fernausbreitungsereignisse selten. Gendrift, Gründereffekte und allopatrische Speziation sind wahrscheinlich. Es kommt zur Ausbildung eines Mosaiks von ökologisch und soziologisch vikariierenden Arten.

Aus diesen Gründen beherbergen die *Adiantetetea* sowohl Arten mit Reliktmerkmalen (phylogenetische Relikte) als auch Restvorkommen von Taxa, die in feuchteren Klimaepochen weiter verbreitet waren (pflanzengeographische Relikte).

Zur Klassifizierung von Pflanzengesellschaften mit vikariierenden Assoziationscharakterarten hat DEIL (1996) das Coeno-Syntaxon-Konzept vorgeschlagen: Supraspezifische Taxa werden zur Kennzeichnung und Benennung von höherrangigen Syntaxa, z.B. Coeno-Verbänden (Abb. 13) verwendet. Als taxonomisch vielversprechendes Niveau haben sich Untergattungen und Sektionen erwiesen (DEIL 1999, Abb. 2). Bei diesem Ansatz geht es um die Entdeckung der zöonologischen Bindung von Formenkreisen an bestimmte Vegetationseinheiten und Habitate und um deren Evolutiongeschichte. Die Kenntaxa der Coeno-Verbände der *Adiantetetea* sind schon im Tertiär in dieses Milieu eingetreten und haben hierin eine allopatrische Speziation ohne ökologische Radiation durchlaufen, sind also nischenkonstant.

Ein Extrembeispiel eines Coeno-Syntaxon ist die Klasse *Petrocoptido-Sarcocapnetea*. Sie vereinigt die fast stets monospezifischen Gesellschaften in trockenen Balmen im SW-Mediterranen. Nur durch Rückgriff auf die Gattungsebene kann ein den Assoziationen gemeinsames Klassentaxon gefunden werden. Verbindendes Element ist die Gattung *Sarcocapnos*, eine Fumarioideae (LIDEN 1986).

Das dritte Fallbeispiel, die Felsrasen des *Caricetum firmae*, illustriert die Rolle der Felshabitate als Refugien während der letzten Eiszeit. Es zeigt, dass die Kalkfelsspalten der Ostalpen hochendemischen Polsterstauden als geographische Relikte beherbergen. Dass der Anteil stenochorer Arten in der Felsflora besonders hoch ist, zeigen verschiedenste Studien, z.B. PAWLOWSKI (1970) für die Alpen, HEIN et al. (1998) für den Taurus, DEIL & GALÁN DE MERA (2002) für Marokko und BERGMEIER (2002) für Kreta. Als Erklärung müssen zum einen die Ökologie der Felsstandorte und Gebirge diskutiert werden, zum anderen die Eigenschaften von Felspflanzen.

Ökologie der Felsstandorte: Durch die Vielzahl von edaphischen und bioklimatischen Standorten auf engstem Raum bieten größere Felsmassive Refugien für Pflanzen bei Klimaschwankungen (SNOGERUP 1971, LARSON et al. 2000). Felsen beherbergen z.B. Außenposten von mediterranen Arten in der Halbwüste des Sinai (DANIN 1999), sie bieten bioklimatische Refugien.

Andererseits bieten sie edaphische Trockenstandorte für Phrygana-Arten in Pluvialzeiten (SNOGERUP 1971), wenn die Klimax zu mediterranen Hartlaubgebüsch tendiert.

Ähnlich wie die Abfolge Felsstirn-Halbhöhle-Felsfuß im Mesomaßstab, so bieten Gebirge eine hohe Standortvielfalt in der Makroskala, z.B. durch die bioklimatischen Höhenstufen. MÉDAIL & DIADEMA (2009) geben einen Überblick über Glazialrefugien im Mittelmeerraum. Auf der Basis von phylogeographischen Studien zu 82 Arten kommen sie auf 52 Refugienzentren. Die meisten sind Gebirgsräume: Gebirge pufferten durch die Vielzahl der Habitate und Nischen auf engem Raum (Geodiversität) die Klimaveränderungen des Quartär ab.

Eine Parallele zur Abpufferung von Klimaschwankungen durch kleinräumige ökologische Gradienten und Mikrohabitate nebeneinander in Felsmassiven sind z.B. die enormen Gradienten an Aperaturen, Temperatur und Wasserversorgung im alpinen Bereich, die SCHERRER & KÖRNER (2010, 2011) am Furka-Pass und in Skandinavien mit einer Thermokamera erfasst haben. Die gemessene Variabilität von 7.2 Grad K Bodentemperatur, 10.5 K Oberflächentemperatur und 32 Tagen Aperature ist weit größer als alle vorhergesagten Klimaveränderungen. Bei globalem Anstieg der Temperaturen müssen die Arten nicht mehrere hundert Meter weiter nach oben rücken. Oft reicht es, einige Meter zur Seite zu wandern, um eine globale Erwärmung durch kleinräumigen Habitatwechsel zu kompensieren. Es ist also eine hohe Persistenz des relieforientierten Vegetationsmosaiks in alpinen Ökosystemen zu erwarten. Ähnlich relieforientiert und abiotisch vielfältig sind die Felshabitate. Dem Verfasser sind leider mit Ausnahme von FARRER (1998), LARSON et al. (2000) und SCHROPP (2005) keine detaillierten Untersuchungen der mikroklimatischen Variabilität an Felsen bekannt.

Eigenschaften und Strategien von Felspflanzen: SNOGERUP (1971) nennt eine perenne und halbstrauchige Wuchsform, viele und auffällige Blüten, hohe Keimrate der Samen und fehlende Samenbank als Merkmale der Felspflanzen unter den von ihm untersuchten *Erysimum*-Arten. LAVERNE et al. (2004) haben 20 Artenpaare aus verschiedenen Gattungen in Südfrankreich untersucht, je eine stenochore Felsart und eine eurychore habitat-unspezifische nahe verwandte Art. Die Felsarten zeichnen sich durch kleineren Wuchs, weniger Samenproduktion und geringere oberirdische Konkurrenzkraft aus, andererseits durch eine hohe lokale Persistenz. FREY et al. (1995) analysierten die Lebensstrategien des *Drabo-Hieracietum humilis*, einer Felsspaltengesellschaft der Schwäbischen Alb, und stellen fest: Die Kennarten haben nur geringes Ausbreitungspotential. Es überwiegen Ausdauernde mit Tendenz zur Nahausbreitung (Perennial stayers) die als Glazialrelikte zerstreut verbreitet sind. Ähnliche Beobachtungen machten WILMANN & RUPP (1966) an vier als Glazialrelikte angesehenen Arten im Oberen Donautal (*Draba aizoides*, *Kernera saxatilis*, *Androsace lactea* und *Saxifraga aizoon*). Sie schlossen aus der rezenten Verbreitung und Soziologie, dass nacheiszeitlich nicht das gesamte potentielle Areal ausgefüllt wurde. Aus häufigerem Auftreten in größere Felspartien wurde gefolgert, dass diese als Residualgebiete in der postglazialen Wärmezeit fungierten. Sogar bei Waldbodenarten der europäischen Buchenwälder treten Ausbreitungslimitierungen auf, welche die Eiszeitrefugien südlich der Alpen bis heute nachzeichnen (WILLNER et al. 2009).

Leider liegen für die Charakterarten der hier untersuchten Fallbeispiele nur sehr wenige ausbreitungsbiologische Untersuchungen vor. BLANCA (2001) stellt Geoautochorie für *Pinguicula* fest. Wenn Achorie oder Nahausbreitung bei Felspflanzen häufig sind, dann erklärt dies warum bereits kleinere Felsmassive und Gebirge wie terrestrische Inseln wirken.

Die hier vorgestellten Fallbeispiele von Felshabitaten bestätigten ihre Rolle als Refugien und Reliktstandorte und die phylogenetische Nischen- und physische Wuchsortkonstanz von Chasmophyten, die in Synvikarianz von Felspflanzengesellschaften mündet. Es soll abschließend darauf hingewiesen werden, dass Synvikarianz auch bei ausbreitungsstarken Taxa auftreten kann. Wie sich aus der Übersicht über ganz verschiedene Lebensräume bei DEIL (1999) ergibt, findet man besonders ausgeprägte Synvikarianz-Phänomene in Extremlebensräumen wie salzbeeinflusster Küstenvegetation. Beispiele sind die *Crithmo-Limonietea* und die Klassengruppen der *Spartineae*, *Puccinellieae*, *Sarcocornieae* und *Cakileae*. CHAPMAN (1977) dokumentiert die Synvikarianzen in Küsten-Haloserien weltweit. BRIDGEWATER & CRESSWELL (1993) zeigen die floristischen Parallelen in Küstensalzmarschen Westaustraliens und des Mittelmeergebietes auf, PEINADO et al. (1995, 2016) solche zwischen Kalifornien und dem europäischen Mittelmeergebiet, MAHDAVI et al. (2017) für Küstenvegetation Europas und Vorderasiens. Eine Erklärung hierfür bietet die Ökologie-Taxon-Kopplungshypothese von SHMIDA (1985): Je extremer der Lebensraum ist und je spezieller das Anpassungssyndrom, desto enger ist der Zusammenhang zwischen ökologisch-soziologischer Gruppe und phylogenetischem Cluster. Ursache der phylogenetischen Nischenkonstanz ist hier, dass es nur wenigen Entwicklungslinien gelingt, in solche Extremhabitate hinein zu evolvieren. Die Taxa können sich in diesen Lebensräumen rasch und weltweit ausbreiten (siehe z.B. die *Salicornieae* in den Salzmarschen, KADEREIT et al. 2006). Dann kommt es zur allopatrischen Speziation ohne ökologische Radiation.

Zusammenfassung

In zahlreichen molekularen Arbeiten zur Phylogenie von Pflanzensippen wird untersucht, ob bestimmte Evolutionslinien zwar neue Arten hervorbringen, diese sich aber ökologisch nicht verändern (phylogenetische Nischenkonstanz). Es wird nur selten der Frage nachgegangen, welche Rolle das Habitat für Nischenkonservatismus spielt. Von der Hypothese von DAVIS (1951) und SNOGERUP (1971) ausgehend, dass das Felsmilieu 1) eine evolutive Falle ist und deshalb besonders viele altertümliche Sippen (phylogenetische Relikte) beherbergt und dass es 2) als Refugium für Pflanzen (geographische Relikte) bei Klimaveränderungen dienen kann, wird die Vegetation von Felsen auf Relikte und Nischenkonstanz untersucht. Grundlage für die drei Fallstudien sind pflanzensoziologische Datensätze aus den Randtropen Afrikas, aus dem Mittelmeergebiet und aus den Ostalpen. Molekulare Stammbäume ausgewählter Sippen geben Hinweise auf den Zeitpunkt der Trennung und die Dauer der Nischenkonstanz.

Der Vergleich von Sukkulentengesellschaften auf Felsen in Südwest-Arabien (Klasse *Kleinio-Carallumetia*) und auf den Kanarischen Inseln (*Kleinio-Euphorbietea*) zeigt eine Vielzahl vikariierender Sippen (Synvikarianz). Der Stammbaum von *Campylanthus* lässt vermuten, dass dieses Vikarianzmuster auf eine Arealzersplitterung der Vorfahren im Mittleren Tertiär zurückgeht. Die Aridisierung Nordafrikas vor ca. 6 Mio. Jahren hat zu der makaronesisch-eritreo-arabischen Großdisjunktion geführt. Die getrennten Arten durchliefen eine allopatrische Speziation ohne ökologische Radiation, blieben also in ihrer Nische.

Die Vegetation von Sickerwasserbalmen (Klasse *Adiantetia capilli-veneris*) im Mediterrangebiet und den angrenzenden Randtropen beherbergt Lokalendemiten, die ein Vikariantenmosaik bilden: Im nordwestlichen Mittelmeergebiet sind es *Pinguicula*-Arten, die in den Halbhöhlen überdauerten, im Südwestmediterranen *Hypericum*-Arten aus der Sektion *Adenosepalum*, und in Arabien und Vor-

derasien *Primula*-Arten aus der Untergattung *Sphondylia*. Diese Vikarianzmuster gehen teils auf das Späte Tertiär zurück, teils sind es Ergebnisse der quartären Klimabedingungen. Die gleichbleibende Wasserversorgung und die Temperaturkonstanz an der Felsoberfläche erlauben in-Situ-Resilienz der Gesellschaften. Daher bieten die *Adiantetia* Refugien für phylogenetische und geographische Relikte.

Am Beispiel des *Caricetum firmae* zeigen sich Reliktphänomene der letzten Eiszeit. Die Felsspalten und alpinen Kalkfelsrasen am Rande der Ostalpen beherbergen endemische Polsterstauden aus Gattungen wie *Potentilla*, *Primula*, *Androsace*, *Gentiana*. Es handelt sich um ausbreitungsschwache Sippen, die auch heute noch in den Eiszeitrefugien festsitzen.

Die heutige Artenzusammensetzung der Felsgesellschaften wird also durch historische Ereignisse mitbestimmt. Es gibt räumliche und floristische Muster, in denen frühere Klimabedingungen, evolutive Prozesse und Ausbreitungslimitierungen sichtbar werden. Felsen bieten durch die Vielzahl von Mikrohabitaten Refugien und beherbergen Relikte. Nischenkonstanz ist in diesem Habitat besonders ausgeprägt und führt zu Vikarianzmustern und Parallelevolution.

Literatur

- ACKERLY, D.D. (2003): Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. – *Int. J. Plant Sci.*, 164: 165-184.
- AESCHIMANN, D., RASOLOFO, N. & THEURILLAT, J.P. (2001 a): Analyse de la flore des Alpes 1: historique et biodiversité. – *Candollea*, 66: 27-55.
- AESCHIMANN, D., RASOLOFO, N. & THEURILLAT, J.P. (2001 b): Analyse de la flore des Alpes 2: biodiversité et chorologie. – *Candollea*, 66: 225-253.
- ANDRUS, N., TRUSTY, J., SANTOS-GUERRA, A., JANSEN, R.K. & FRANCISCO-ORTEGA, J. (2004): Using molecular phylogenies to test phytogeographical links between East/South Africa – Southern Arabia and the Macaronesian Islands – a review, and the case of *Vierea* and *Pulicaria* section *Vieropsis* (Asteraceae). – *Taxon*, 53: 333-346.
- ANSALDI, M. & CASPER, J. (2009): *Pinguicula mariae* Casper nova spec. and *Pinguicula apuana* Casper et Ansaldo nova spec. – A contribution to the occurrence of the genus *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae) in the Apuan Alps (Italy). – *Wulfenia*, 16: 1-31.
- AXELROD, D.J. & RAVEN, P.H. (1978): Late Cretaceous and Tertiary vegetation history of Africa. – In: WERGER, M.J.A. (ed): *Biogeography and ecology of Southern Africa*: 77-130. The Hague.
- BERGMEIER, E. (2002): The vegetation of high mountains of Crete – a revision and multivariate analysis. – *Phytocoenologia*, 32: 205-249.
- BIZZARRI, M.P. (1970): *Adumbratio Florae Aethiopicae* 21: Primulaceae. – *Webbia*, 24: 635-698.
- BLANCA, G. (2001): *Pinguicula* L. – In: PAIVA, J. et al. (eds): *Flora Iberica*, vol. 14: 81-96. Madrid.
- BLANCA, G., RUIZ-REJON, M. & ZAMORA, R. (1999): Taxonomic revision of the genus *Pinguicula* L. in the Iberian Peninsula. – *Folia Geobot. Phytotax.*, 34: 337-361.

- BOUCOT, A.J. (1978): Community evolution and rates of cladogenesis. – *Evolutionary Biology*, 11: 545-655.
- BRAMWELL, D. (1976): The endemic flora of the Canary Islands: distribution, relationships and phytogeography. – In: KUNKEL, G. (ed.): *Biogeography and ecology in the Canary Islands*: 207-240. The Hague.
- BRAMWELL, D. (1985): Contribución a la biogeografía de las Islas Canarias. – *Bot. Macaronésica*, 14: 3-34.
- BRIDGEWATER, P. & CRESSWELL, I.D. (1993): Phytosociology and phytogeography of coastal saltmarshes in Western Australia. – *Fragm. Florist. Geobot, Suppl.* 2: 609-629. Krakau.
- BROOKS, D.R. & MCLENNAN, D.A. (1993): Historical ecology: examining phylogenetic components of community evolution. – In: RICKLEFS, R.E. (ed.): *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*: 267-280.
- CARTER, S., LAVRANOS, J.J., NEWTON, L.E. & WALKER, C.C. (2011): *Aloes: the definitive guide*. – Kew.
- CASPER, S.J. (1966): Monographie der Gattung *Pinguicula*. – *Bibl. Botan.*, 127/128. Stuttgart.
- CASPER, S.J. & STEIGER, J. (2001): A new *Pinguicula* (Lentibulariaceae) from the pre-alpine region of northern Italy (Friuli-Venezia Giulia): *Pinguicula poldinii* Steiger et Casper spec. nov. – *Wulfenia*, 8: 27-37.
- CAVENDER-BARES, J., KOZAK, K.H., FINE, P.V.A. & KEMBEL, S.W. (2009): The merging of community ecology and phylogenetic biology. – *Ecology Letters*, 12: 693-715.
- CHAPMAN, V.J. (1977): Introduction. – In: CHAPMAN, V.J. (ed.): *Wet coastal ecosystems = Ecosystems of the World 1*: 1-29.
- CHODAT, R. & PAMPANINI, R. (1902): Sur la distribution des plantes des Alpes Austro-Orientales, et plus particulièrement d'un choix des plantes des Alpes cadoriques et vénitiennes. – *Le Globe* (Genève), 41: 109-121.
- CHYTRY, M. & SPRIBILLE, T. (eds.) (2002): *Vegetation of circumboreal coniferous forests*. – Spec. Feature in Vegetation Science 18. Opulus Press.
- CIESLAK, T., POLEPALLI, J.S., WHITE, A., MÜLLER, K., BORH, T., BARTHLOTT, W., STEIGER, J., MARCHANT, A. & LEGENDRE, L. (2005): Phylogenetic analysis of *Pinguicula* (Lentibulariaceae). Chloroplast DNA sequences and morphology supports several geographical distinct radiations. – *Am. Journ. Bot.*, 92: 1723-1736.
- CONTI, F. & PERUZZI, L. (2006): *Pinguicula* (Lentibulariaceae) in central Italy: taxonomic study. – *Ann. Bot. Fennici*, 43: 321-337.
- CRISP, M.D. & COOK, L.G. (2012): Phylogenetic niche conservatism: What are the underlying evolutionary and ecological causes? – *New Phytologist*, DOI 10.1111/j.1469-8137.2012.04298x.
- DAKSKOBLER, I., MARTINCIC, E. & ROJSEK, D. (2014): Phytosociological analysis of communities with *Adiantum capillus-veneris* in the foothills of the Julian Alps. – *Hacquetia*, 13 (2): 235-258.
- DANIN, A. (1983): *Desert vegetation of Israel and Sinai*. - Jerusalem.

- DANIN, A. (1986): Flora and vegetation of Sinai. – In HEDGE, I.C. (ed.): Plant life of South-West Asia. – Proc. Royal Soc. Edinburgh, 89 B: 159-168.
- DANIN, A. (1999): Desert rock as plant refugia in the Near East. – The Botanical Review, 62: 93-170.
- DAVIS, P.H. (1951): Cliff vegetation in the eastern Mediterranean. – J. Ecol., 39: 63-93.
- DE CASTRO, O., INNANGI, M., DI MAIO, A., MENALE, B., BACCHETTA, G., PIRES, M., NOBLE, V., GESTRI, G., CONTI, F. & PERUZZI, L. (2016): Disentangling phylogenetic relationships in a hotspot of diversity: the Butterworts (*Pinguicula* L., Lentibulariaceae) endemic to Italy. – PloS ONE, 11 (12): e0167610.
- DEIL, U. (1989): Fragmenta Phytosociologica Arabiae - Felicis II - Adiantetea-Gesellschaften auf der Arabischen Halbinsel, Coenosyntaxa in dieser Klasse sowie allgemeine Überlegungen zur Phylogenie von Pflanzengesellschaften. – Flora, 182: 247-264.
- DEIL, U. (1992): Vicariance, pseudovicariance et correspondance - reflexions sur quelques notions de taxonomie et de syntaxonomie et les possibilités d'une approche symphylogénétique. – Coll. Phytosoc., 18: 165-178.
- DEIL, U. (1994): Klassifizierung mit supraspezifischen Taxa und symphylogenetische Ansätze in der Vegetationskunde. – Phytocoenologia, 24: 677-694.
- DEIL, U. (1996): Zur Kenntnis der Adiantetea-Gesellschaften des Mittelmeerraumes und umliegender Gebiete - mit allgemeinen Überlegungen zur ökologischen Skalierung ihrer Standorte und zur Sättigung von Pflanzengesellschaften. – Phytocoenologia, 26: 481-536.
- DEIL, U. (1999): Synvikarianz und Symphylogenie - zur Evolution von Pflanzengesellschaften. – Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft, 11: 223-244.
- DEIL, U. (2014): Rock communities and succulent vegetation in Northern Yemen (SW Arabia) – ecological, phytochorological and evolutionary aspects. – Phytocoenologia, 44: 193-234.
- DEIL, U. & GALAN DE MERA, A. (2002): Contribution à la connaissance de la phytosociologie et de la biogéographie des groupements rupicoles calcaires du Maroc. – Bull. Inst. Sci. Univ. Mohammed V, 20: 87-111.
- DEIL, U. & MÜLLER-HOHENSTEIN, K. (1984): Fragmenta Phytosociologica Arabiae-Felicis I – Eine *Euphorbia balsamifera*-Gesellschaft aus dem jemenitischen Hochland und ihre Beziehungen zu makaronesischen Pflanzengesellschaften. – Flora, 175: 407-426.
- DEL ARCO AGUILAR, M.J. (ed.) (2006): Mapa de vegetación de Canarias. – La Laguna.
- DONOGHUE, M.J. & SMITH, S.A. (2004): Patterns in the assembly of temperate forests around the Northern Hemisphere. – Philosoph. Transactions Roy. Soc. London, Ser. B: Biol. Sci., 359: 1633-1644.
- ESSL, F., DULLINGER, S., PLUTZAR, C., WILLNER, W. & RABITSCH, W. (2011): Imprints of glacial history and current environment on correlations between endemic plants and invertebrate species richness. – J. Biogeogr., 38: 604-616.
- FARRER, D.R. (1998): The tropical flora of rockhouse cliff formations in the eastern United States. – J. Torrey Bot. Club, 125: 91-108.

- FOUCAULT, B. DE (2015): Contribution au prodrome des végétations de France: les *Adiantetea capilli-veneris* Braun-Blanquet ex Braun-Blanq., Roussine & Nègre 1952. – *Acta Botanica Gallica*, 162: 375-403.
- FREY, W., HENSEN, I. & KÜRSCHNER, H. (1995): *Drabo-Hieracietum humilis* (Habichtskraut-Felsspaltengesellschaft) – Lebensstrategien von Felsspaltenbesiedlern. – *Bot. Jahrb. Syst.* 117: 249-272.
- FREY, W., WEPPLER, T. & KÜRSCHNER, H. (2001): *Caricetum curvulae* (Krummseggenrasen) – Lebensstrategienanalyse einer alpinen Pflanzengesellschaft. – *Tuexenia*, 21: 193-205.
- GIOVAGNOLI, L. & TASINAZZO, S. (2012): *Hymenostylium recurvirostris*-*Pinguiculetum poldinii* ass. nova in the Valbrenta ravines (Venetian Prealps): a new palaeoendemic plant association belonging to the class *Adiantetea* Br.-Bl. 1948. – *Plant Sociology*, 29 (2): 49-58.
- GRIME, J.P. (1988): The C-S-R model of primary plant strategies – origins, implications and tests. – In: GOTTLIEB, L.D. & JAIN, S.K. (eds.): *Plant evolutionary biology*: 371-393. London.
- HABEL, J.C. & ASSMANN, TH. (eds.) (2010): *Relict species: Phylogeography and conservation biology*. - Berlin.
- HEIN, P., KÜRSCHNER, H. & PAROLLY, G. (1998): Phytosociological study on high mountain plant communities of the Taurus Mountains (Turkey). 2. Rock communities. – *Phytocoenologia*, 28: 465-563.
- HJERTSON, M. (2003): Revision of the disjunct genus *Campylanthus* (Scrophulariaceae). – *Edinb. J. Bot.*, 60: 131-174.
- HJERTSON, M., HENROT, J. & THULIN, M. (2008): *Campylanthus hajarensis* sp. nov. and a new record of *Campylanthus* from Oman. – *Nord. J. Bot.*, 26: 35-37.
- HOLDEREGGER, R. & THIEL-EGENTER, C. (2009): A discussion of different types of glacial refugia used in mountain biogeography and phylogeography. – *J. Biogeogr.*, 36: 476-480.
- JORGENSEN, T.H. & OLESEN, J.M. (2001): Adaptive radiation of island plants: evidence from *Aeonium* (Crassulaceae) of the Canary Islands. – *Perspect. Ecol. Evol. Syst.*, 4: 29-42.
- KADEREIT, G., MUCINA, L. & FREITAG, H. (2006): Phylogeny of *Salicornioideae* (Chenopodiaceae): diversification, biogeography, and evolutionary trends in leaf and flower morphology. – *Taxon*, 55: 617-642.
- KEPPEL, G., VAN NIEL, K.P., WARDELL-JOHNSON, G.W., YATES, C.J., BYRNE, M., MUCINA, L., SCHUT, A.G.T., HOOPER, S.D. & FRANKLIN, S.E. (2012): Refugia: Identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change. – *Global Ecology and Biogeography*, 21: 393-404.
- KORNAS, J. (1972): Corresponding taxa and their ecological background in the forests of Temperate Eurasia and North America. - In: VALENTINE, D.H. (ed.): *Taxonomy, Phytogeography and Evolution*: 37-59. London.
- KRAFT, N.J.B., CORNWELL, W.K., WEBB, C.O. & ACKERLY, D.D. (2007): Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. – *Am Nat.*, 170: 271-283.

- LARSON, D.W., MATTHES, U., GERRATH, J.A., LARSON, N.W.K., GERRATH, J.M., NEKOLA, J.C., WALKER, G.L., POREMBSKI, S. & CHARLTON, A. (2000): Evidence for the widespread occurrence of ancient forests on cliffs. – *J. Biogeogr.*, 27: 319-331.
- LAVERGNE, S., THOMPSON, J.N., GARNIER, E. & DEBUSSCHE, M. (2004): The biology and ecology of narrow endemic and widespread plants: a comparative study of trait variation in 20 congeneric pairs. – *Oikos*, 107: 505-518.
- LEGENDRE, L. (2000): The genus *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae) an overview. – *Acta Bot. Gallica*, 147: 77-95.
- LIDEN, M. (1986): Synopsis of Fumariodeae (Papaveraceae) with a monograph of the tribe Fumarieae. – *Opera Bot.*, 88: 5-133.
- LIPPERT, W. (1981): Fotoatlas der Alpenblumen. – 260pp, München.
- LÖSCH, R. (1987): Die Produktionsphysiologie von *Aeonium gorgoneum* und anderer nicht-kanarischer Aeonien (Phanerogamae: Crassulaceae). – *Cour. Forsch.-Institut Senckenberg*, 95: 201-209.
- MAHDAVI, P., ISERMANN, M. & BERGMEIER, E. (2017): Sand habitats across biogeographical regions at species, community and functional level. – *Phytocoenologia*, 47: 139-165.
- MAST, A.R., KELSO, S., RICHARDS, A.J., LAND, D.J., FELLER, D.M.S. & CONTI, E. (2001): Phylogenetic relationship in *Primula* L. and related genera (Primulaceae) based on non-coding chloroplast DNA. – *Int. J. Plant Sci.*, 161: 1381-1400.
- MEDAIL, F. & DIADEMA, K. (2009): Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin. – *J. Biogeography*, 36: 1333-1345.
- MEDWECKA-KORNAS, A. (1961): Some floristically and sociologically corresponding forest associations in the Montreal region of Canada and in Central Europe. – *Bull. Acad. Polon. Sci., Cl. II* 9 (6) : 255-260.
- MESEGUER, A.S., ALDASORO, J.J. & SANMARTIN, I. (2013): Bayesian inference of phylogeny, morphology and range evolution reveals a complex evolutionary history of St. John wort (*Hypericum*). – *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 67: 379-403.
- MESEGUER, A.S., LOBO, J.M., REE, R., BEERLING, D.J. & SANMARTIN, I. (2015): Integrating fossils, phylogenies and niche models into biogeography to reveal ancient evolutionary history: the case of *Hypericum* (Hypericaceae). – *Syst. Bot.*, 64: 215-232.
- MEUSEL, H. (1965): Die Reliktvegetation der Kanarischen Inseln in ihren Beziehungen zur süd- und mitteleuropäischen Flora. – In GERSH, M. (ed.): *Gesammelte Vorträge über moderne Probleme der Abstammungslehre Teil I*: 177-136. Jena.
- MORT, M.E., SOLTIS, D.E., SOLTIS, P.S., FRANCISCO-ORTEGA, J. & SANTOS-GUERRA, A. (2002): Phylogenetics and evolution of the Macaronesian clade of Crassulaceae inferred from nuclear and chloroplast sequence data. – *Systematic Botany*, 27: 271-288.
- NOWAK, A., NOBIS, M., NOWAK, S., & NOBIS, A. (2014): Distribution, ecology and conservation status of *Dionysia involucrata* Zaprjag., an endangered endemic of Hissar Mts (Tajikistan, Middle Asia). – *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 83: 123-135.

- NÜRK, N.M., MADRIÑAN, S., CARINE, M.A., CHASE, M.W. & BLATTNER, F.R. (2013): Molecular phylogenetics and morphological evolution of St. John's wort (*Hypericum*; Hypericaceae). – Molecular Phylogenetics and Evolution, 66: 1-16.
- OMAR, K. (2014): Assessing the conservation status of the Sinai Primrose (*Primula boveana*). – Middle-East J. Sci. Res., 21: 1027-1036.
- PAWLOWSKI, B. (1970): Remarques sur l'endémisme dans la flore des Alpes et des Carpates. – Vegetatio, 21: 181-243.
- PEINADO, M., ALCARAZ, F., AGUIRRE, J.L., DELGADILLO, J. & ALVAREZ, J. (1995): Similarity of zonation within Californian-Baja Californian and Mediterranean salt marshes. – Southwestern Naturalist, 40: 388-405.
- PEINADO, M., AGUIRRE, J.L., OCAÑA-PEINADO, F.M. & DELGADILLO, J. (2016): A phytosociological survey of the halophytic vegetation of North America's temperate-boreal Pacific coast. – Phytocoenologia, 46: 357-382.
- PELSER, P.B., NORDENSTAM, B. & KADEREIT, J.W. (2007): An ITS phylogeny of tribe Senecioneae (Asteraceae) and a new delimitation of *Senecio* L. – Taxon, 56: 1077-1104.
- PENTECOST, A. (1996): Moss growth and travertine deposition: the significance of photosynthesis, evaporation and degassing of carbon dioxide. – J. Brol., 19: 229-234.
- PETERSON, A.T. (2011): Ecological niche conservatism: a time structured review of evidence. – J. Biogeogr., 38: 817-827.
- PETERSON, A.T., SOBERON, J. & SANCHEZ-CORDERO, V. (1999): Conservatism of ecological niches in evolutionary time. – Science, 285: 1265-1267.
- PIGNATTI, E. & PIGNATTI, S. (2014): Plant life of the Dolomites. Vegetation structure and ecology. – 769 pp, Heidelberg.
- QUEZEL, P. (1965): La végétation du Sahara. Du Tchad à la Mauritanie. – Stuttgart.
- QUINTANA VEGA, G., SALAS PASCUAL, M. & FERNANDEZ NEGRIN, E. (2006) : Contribución al estudio de las comunidades rupícolas de la vertiente norte de Gran Canaria (Islas Canarias). – Lazaroa, 27: 89-102.
- RASBACH, H., RASBACH, K., JERÔME, C. & SCHROPP, G. (1999): Die Verbreitung von *Trichomanes speciosum* Willd. (Pteridophyta) in Südwestdeutschland und in den Vogesen. – Carolea, 57: 27-42.
- RICHARDS, J. (2002): *Primula*. - 2. ed., London.
- RIOUX, J. & QUEZEL, P. (1949): Contribution à l'étude des groupements rupicoles endémique des Alpes-Maritimes. – Vegetatio, 2, 1-13.
- ROBSON, N.K.B. (1981): Studies in the genus *Hypericum* L. (Guttiferae). 2. Characters of the genus. - Bull. Brit. Mus. nat. Hist. (Bot.), 8: 55-226.
- ROBSON, N.K.B. (1996): Studies in the genus *Hypericum* L. (Guttiferae) 6. Sections 20 Myriandra to 28. Elodes. – Bull. Nat. History Museum, Botany, 26: 75-217.

- ROBSON, N.K.B. (2012): Studies in the genus *Hypericum* L. (Hypericaceae) 9. Addenda, corrigenda, keys, lists and general discussion. – *Phytotaxa*, 72: 1-111.
- RUMSEY, F.J., JERMY, A.C. & SHEFFIELD, C. (1998): The independent gametophytic stage of *Trichomanes speciosa* Willd. (Hymenophyllaceae), the Killarney fern and its distribution in the British Isles. – *Watsonia*, 22: 1-19.
- SANMARTIN, I., ANDERSEN, C.L., ALCARON, M., RONQUIST, F. & ALDASORO, J.J. (2010): Bayesian island biogeography in a continental setting: the African Randflora case. – *Biology Letters*, 6: 703-717.
- SCHERRER, D. & KÖRNER, C. (2010): Infra-red thermometry of alpine landscapes challenges climate warming projections. – *Global Change Biology*, 16: 2602-2613.
- SCHERRER, D. & KÖRNER, C. (2011): Topographically controlled thermohabitat differentiation buffers alpine plant diversity against climate warming. – *J. Biogeogr.*, 38: 406-416.
- SCHÖNSWETTER, P., STEHLIK, I., HOLDEREGGER, K. & TRIBSCH, A. (2005): Molecular evidence for glacial refugia of mountain plants in the European Alps. – *Molecular Ecology*, 14: 3547-3555.
- SCHROPP, G. (2005): Pflanzen in Balmen. Beobachtungen zur kleinräumigen Dynamik und mikroklimatische Untersuchungen. – Dissertation Freiburg. 130. S.
- SCHUHWERK, F. (1990): Relikte und Endemiten in Pflanzengesellschaften Bayerns - eine vorläufige Übersicht. – *Ber. Bayer. Bot. Ges.*, 61: 303-323.
- SHMIDA, A. (1985): Biogeography of the desert floras of the world. – In: EVENARI, M. & NOY-MEIR, I. (eds.): *Hot deserts*: 23-77. Amsterdam.
- SNOGERUP, S. (1971): Evolutionary and plant geographical aspects on chasmophytic communities. – In: DAVIS, P.H., HARPER, P. & HEDGE, J.E. (eds.): *Plant Life of Southwest Asia*. 157-170. Edinburgh.
- SUTTER, R. (1969): Ein Beitrag zur Kenntnis der soziologischen Bindung Süd-Südostalpinen Reliktendemismen. – *Acta Bot. Croat.*, 28: 349-366.
- THIV, M., ELSFELD, K. & KOCH, M. (2010 a): Studying adaptive radiation at the molecular level: a case study in the Macaronesian Crassulaceae – Sempervivoideae. – In: GLAUBRECHT, M. (ed.): *Evolution in action – Adaptive radiations and the origin of biodiversity*: 39-59, Heidelberg.
- THIV, M., THULIN, M., HJERTSON, M., KROPF, M. & LINDER, H.P. (2010 b): Evidence for a vicariant origin of Macaronesian – Eritreo-Arabian disjunctions in *Campylanthus*. – *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 54: 607-616.
- TOMASELLI, M., FOGGI, B., CARBOGNANI, M., GENNAI, M. & PETRAGLIA, A. (2018): The rock face vegetation in the northern Apennines and neighbouring mountain areas, from the coast line to the highest summits. – *Phytocoenologia* DOI 10.1127/phyto/2018/0177.
- TRIBSCH, A. (2004): Areas of endemism of vascular plants in the Eastern Alps in relation to Pleistocene glaciation. – *J. Biogeography*, 31: 737-760.

- TRIBSCH, A. & SCHÖNSWETTER, P. (2003) Patterns of endemism and comparative phylogeography confirm palaeoenvironmental evidence for Pleistocene refugia in the Eastern Alps. – *Taxon*, 52: 477-497.
- TRIFT, I., LIDEN, M. & ANDERBERG, A.A. (2004): Phylogeny and biogeography of *Dionysia*. – *Int. J. Pl. Sci.*, 165: 845-860.
- WALTER, H. (1954): Grundlagen der Pflanzenverbreitung.- Stuttgart.
- WASOF, S., LENOIR, J., AARRESTAD, P.A., ALSOS, I.G., ARMBRUSTER, W.S., AUSTRHEIM, G., BAKKESTUEN, V., BRIKS, H.J.B., BRÄTHEN, K.A., BROENNIMANN, O., BRUNET, J., BRUUN, H.H., DAHLBERG, C.J., DIEKMANN, M., DULLINGER, S., DYNESIUS, M., EJRAES, R., GÉGOUT, J.-C., GRAAE, B.J., GRYTNES, J.-A., GUISAN, A., HYLANDER, K., JÓNSDÓTTIR, I.S., KAPFER, J., KLANDERUD, K., LUOTO, M., MILBAU, A., MOORA, M., NYGAARD, B., ODLAND, A., PAULI, H., RAVOLAINEN, V., REINHARDT, S., SANDVIK, S.M., SCHEI, F.H., SPEED, J.D.M., SVENNING, J.-C., THUILLER, W., TVERAABAK, L.U., VANDVIK, V., VELLE, L.G., VIRTANEN, R., VITTOZ, P., WILLNER, W., WOHLGEMUTH, T., ZIMMERMANN, N.E., ZOBEL, M. & DECOCQ, G. (2015): Disjunct populations of European vascular plant species keep the same climatic niches. – *Global Ecology and Biogeography*, 24: 1401-1412.
- WEBB, C.O., ACKERLY, D.D., MCPEEK, M.A. & DONOGHUE, M.J. (2002): Phylogenies and community ecology. – *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 33: 475-505.
- WENDELBO, P. (1961 a): Studies in Primulaceae I. A monograph of the genus *Dionysia*. – *Acta Univ. Bergen, Mat.-nat. Ser* 1961, No 3, 83pp.
- WENDELBO, P. (1961 b): Studies in Primulaceae II. An account of *Primula* subgenus *Sphondylia* (Syn. Sect. *Floribundae*). – *Arb. Univ. Bergen, Mat.-nat. Ser.*, 11: 5-49.
- WHITTAKER, R.H. (1975): *Communities and Ecosystems*. - London.
- WIENS, J.J., ACKERLY, D.D., ALLEN, A.P., ANACKER, B.L., BUCKLEY, L.B., CORNELL, H.V., DAMSCHEN, E.I., DAVIES, T.J., GRYTNES, J.-A., HARRISON, S.P., HAWKINS, B.A., HOLT, R.D., MCCAIN, C.M. & STEPHENS, P.R. (2010): Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. – *Ecology Letters*, 13: 1310-1324.
- WILLNER, W., DI PIETRO, R. & BERGMEIER, E. (2009): Phytogeographical evidence for postglacial dispersal limitations of European beech forest species. – *Ecography*, 32: 1011-1018.
- WILMANN, O. & RUPP, S. (1966): Welche Faktoren bestimmen die Verbreitung alpiner Felsspaltpflanzen auf der Schwäbischen Alb? – *Veröff. Landesstelle Natursch. Landschaftpfl. Bad.-Württ.*, 34: 62-86.
- ZHANG, L.-B. & KADEREIT, J.W. (2004): Classification of *Primula* L. sect. *Auricula* Duby (Primulaceae) based on two molecular data sets (ITS, AFLPs) and morphology. – *Bot. J. Linn. Soc.*, 146: 1-26.

Autor:

Prof. Dr. Ulrich Deil

Fakultät für Biologie, Abteilung Geobotanik

Albert-Ludwigs-Universität Freiburg

Schänzlestrasse 1

79104 Freiburg

ulrich.deil@biologie.uni-freiburg.de